61:07-3/1394

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ МЕДИЦИНСКИХ НАУК
МЕДИКО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР

На правах рукописи
УДК 575.174 (477)

ПШЕНИЧНОВ Андрей Сергеевич

СТРУКТУРА ГЕНОФОНДА УКРАИНЦЕВ ПО ДАННЫМ О ПОЛИМОРФИЗМЕ МИТОХОНДРИАЛЬНОЙ ДНК И Y ХРОМОСОМЫ

03.00.15 - генетика

Диссертация
на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
Е.В. БАЛАНОВСКАЯ

Москва, 2007

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение ... 4
Глава 1. Обзор литературы ... 9
1.1. История формирования современного населения Украины ... 9
1.2. Разнообразие современного украинского населения ... 19
1.2.1. Историко-этнографическое районирование ... 19
1.2.2. Антропологические варианты украинцев ... 22
1.2.3. Лингвистическое членение украинского языка ... 25
1.3. Генетические маркеры в популяционных исследованиях ... 28
1.3.1. Маркеры Y хромосомы ... 29
1.3.2. Маркеры митохондриальной ДНК ... 30
1.3.3. Различия в полиморфизме мтДНК, Y хромосомы и аутосомных ДНК маркеров ... 33
1.4. Изученность популяций украинцев по разным типам генетических маркеров ... 34
Глава 2. Материалы и методы ... 36
2.1. Планирование обследования украинского этноса ... 37
2.2. Методы экспедиционного обследования ... 39
2.3. Материалы, собранные в ходе экспедиционных обследований ... 40
2.4. Методы молекулярно-генетического анализа ... 45
2.5. Составление баз данных по полиморфизму Y хромосомы мтДНК и аутосомных ДНК маркеров ... 52
2.6. Обработка данных и статистический анализ ... 60
Глава 3. Результаты и обсуждение ... 65
3.1. Характеристика генофонда украинцев по частотам гаплогрупп Y хромосомы ... 65
3.1.1. Сопоставление украинских популяций по маркерам Y хромосомы ... 65
3.1.2. Положение генофонда украинцев среди населения Европы по маркерам Y хромосомы ... 76
3.2. Генофонд украинцев по маркерам митохондриальной ДНК ... 85
3.2.1. Сравнение украинских популяций по маркерам мтДНК ... 85
3.2.2. Митохондриальный генофонд украинцев в контексте населения Европы ... 94
3.3. Особенности генофонда украинцев по аутосомным ДНК маркерам ... 106
3.4. Сравнительный анализ генофонда украинцев по трем типам генетических маркеров ... 114
3.4.1. Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров ... 114
3.4.2. Популяционная интерпретация сходства украинцев с другими народами Европы по трем типам ДНК маркеров ... 128
Заключение ... 142
Выводы ... 144
Благодарности ... 145
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ... 146

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ:

ГВС 1 – первый гипервариабельный сегмент мтДНК.

мтДНК – митохондриальная ДНК.

н.п. – нуклеотидная пара.

CRS – «кембриджская» последовательность мтДНК [Anderson et al., 1981].

G_{ST} – показатель межпопуляционного генетического разнообразия M. Nei.

NRY – нерекомбинирующая порция Y хромосомы (non-recombining Y).

rCRS – исправленная «кембриджская» последовательность мтДНК [Andrews et al., 1999].

r_P – коэффициент корреляции Пирсона.

r_S – коэффициент ранговой корреляции Спирмена.

Введение

<u>Постановка проблемы и ее актуальность</u>. Из всех восточнославянских народов (русские, белорусы, украинцы), именно украинцы находятся ближе всего к области пересечения ареалов восточных, западных и южных славян. Многие раннесредневековые (и даже более древние) культуры, связываемые специалистами с древними славянами, обнаружены на Украине, на обширных территориях Поднепровья, Подолья, Волыни, Карпат, Левобережья [Баран, 2000; Седов, 2002]. Поэтому в исследовании этногенеза не только восточнославянских народов, но и славян вообще, большое значение имеет исследование генофонда населения разных регионов Украины.

Во второй половине XX века результаты популяционной генетики стали новым историческим источником, а в конце XX века в арсенал популяционной генетики вошли «однородительские» генетические маркеры – передающаяся по отцовской линии нерекомбинирующая часть Y хромосомы (NRY) и передающаяся по материнской линии митохондриальная ДНК (мтДНК). Особенностью этих маркеров является отсутствие рекомбинации – обмена генетическим материалом между отцовской и материнской частью генома. Именно поэтому наличие одинакового варианта (гаплотипа) NRY или мтДНК у группы индивидов означает их родство, по отцовской или материнской линии. Более того, есть возможность установить для каждого гаплотипа NRY или мтДНК, от какого другого гаплотипа он произошел, и, таким образом, построить филогенетическое древо, отображающее порядок происхождения гаплотипов друг от друга. Благодаря этим свойствам, однородительские маркеры считаются наиболее перспективными для выявления истории и структуры популяций, а их изучение – признано одним из актуальных и приоритетных направлений в мировой науке.

К настоящему моменту многие народы Европы исследованы по маркерам NRY и мтДНК. Однако на карте изученности гаплогрупп однородительских маркеров украинцы представляют собой «белое пятно». Имеются лишь данные, фрагментарные в отношении или географии популяций, или числа изученных маркеров. Например, по гаплогруппам NRY в литературе представлены две достаточно крупные выборки украинцев [Semino et al., 2000; Kharkov et al., 2004], но лишь для одной из них имеется географическая привязка, а панель изученных маркеров также невелика. Данные других публикаций [Rosser et al., 2000; Passarino et al., 2001 и DiGiacomo et al., 2004] об изменчивости NRY у

украинцев не подходят для межпопуляционных сравнений из-за малых выборок и небольшой панели маркеров. По другому типу однородительских маркеров – мтДНК – в литературе представлены только данные о 18 украинцах Магадана [Maliarchuk et al., 2001] и о 36 украинцах [Малярчук и др., 2002], часть из которых также собрана за пределами этнического ареала украинцев (Магадан). Таким образом, фрагментарные литературные данные не позволяют создать полноценное представление о генофонде украинцев по однородительским ДНК маркерам.

В связи с этим, целью настоящей работы стало исследование генетического разнообразия украинцев (и их историко-этнографических подразделений) по маркерам Y хромосомы и мтДНК. Для интерпретации возможных различий в разнообразии этих двух систем маркеров, были привлечены вспомогательные данные о полиморфизме украинцев по аутосомным ДНК маркерам .

Сложность истории формирования украинского этноса, популяционно-генетических и исторических процессов, в которые было вовлечено украинское население, а также расположение территории современного этнического ареала украинцев с древнейших эпох на пересечении мира леса и лесостепи Восточной Европы, мира Евразийских степей, Балкано-Карпатского культурно-исторического региона [Березанская и др., 1986], создают значительное историко-этнографическое, лингвистическое, антропологическое разнообразие локальных групп украинцев. Выбор населенных пунктов для обследования украинцев проведен так, чтобы представить максимально возможное разнообразие украинского генофонда, отражающее этногенез. Именно поэтому в данное исследование не включались выборки, представляющие население юга Украины, поскольку это население сформировалось недавно, при взаимодействии генетического разнообразия многих народов.

Большое значение имеют представленные нами в данной работе широкомасштабные сравнения генофонда украинцев и их историко-этнографических вариантов с населением народов Европы: они позволяют выявлять направление генетических связей коренного населения юга Восточной Европы и прилежащих территорий.

Цель исследования: изучить по «однородительским» ДНК маркерам разнообразие украинского генофонда и его генетические связи с населением Западной Евразии.

Задачи исследования:

1. Изучить по гаплогруппам Y хромосомы и митохондриальной ДНК основные субэтнические группы украинцев.
2. Выявить генетические различия между украинскими популяциями (внутриэтническое разнообразие).
3. Выявить генетические различия между украинцами и другими народами Западной Евразии (межэтническое разнообразие).
4. Оценить степень связи генетических расстояний с географическими и лингвистическими расстояниями в пределах Европы.
5. Сравнить изменчивость украинских и других европейских популяций по трем типам маркеров: аутосомным, Y хромосомы, митохондриальной ДНК.

Научная новизна. Впервые на основе репрезентативных выборок получены данные о генетическом полиморфизме украинского народа по маркерам NRY (N=410) и мтДНК (N=511). Впервые по ДНК маркерам детально изучены региональные группы украинцев: для них определены частоты гаплогрупп NRY и мтДНК, дана характеристика генофондов четырех основных историко-этнографических и антропологических подразделений украинского этноса. По обоим типам однородительских маркеров показана наибольшая генетическая близость двух центрально-украинских популяций (подольская и днепровская), что соответствует антропологическому и историко-этнографическому подразделению украинцев.

Впервые определено положение генофонда украинцев в структуре европейского генофонда по маркерам NRY и мтДНК, выявлены народы Европы, с которыми генетически сходны региональные группы украинцев. Впервые для украинцев и других славянских народов Европы сравнивается изменчивость трех типов ДНК маркеров: однородительских (NRY и мтДНК) и аутосомных. Впервые для населения Европы обнаружена высокая корреляция генетических расстояний по частотам гаплогрупп NRY с лингвистическими и географическими расстояниями. Впервые показано сходство характера разнообразия митохондриальных и аутосомных ДНК маркеров для широкого круга народов Европы.

Созданная автором оригинальная база данных о разнообразии NRY в Европе позволила впервые провести широкомасштабное – статистическое и картографическое –

сравнение популяций украинцев с народами разных языковых ветвей: славянской, германской, романской, балтской, финно-угорской, тюркской.

__Практическая значимость__. Новые данные о полиморфизме NRY и мтДНК в региональных группах украинцев, дополняя уже имеющиеся данные о русских и белорусах, впервые позволяют считать генофонд восточных славян изученным по однородительским маркерам в его основных региональных вариантах. Совокупность этих данных необходима для реконструкции генетической истории как восточных славян, так и славянских народов в целом. Поскольку, по мнению ряда археологов и лингвистов, предполагаемый ареал древнейших славян включал и территории, охваченные данным исследованием, новые сведения о полиморфизме ДНК маркеров послужат новым историческим источником при исследовании генезиса и древних путей миграций славян.

Обнаруженная связь характера разнообразия генетических маркеров с лингвистическими и географическими расстояниями позволит наиболее корректно планировать дальнейшее экспедиционное обследование генофонда: принцип выбора населенных пунктов должен зависеть от типа генетических маркеров, по которым планируется генотипирование.

Выявленная структура генофонда украинцев по трем основным типам ДНК маркеров (NRY, мтДНК и аутосомным) может стать основой для проведения эколого-генетического мониторинга населения и планирования медико-генетических исследований. Полученные результаты могут быть включены в курсы лекций по антропологии, этнографии, археологии, популяционной и медицинской генетике. Визуализация результатов позволяет использовать их и в качестве наглядных материалов для историко-этнографических музеев.

В целом, новые данные об украинском генофонде заполняют белое пятно на карте исследованных по маркерам Y хромосомы и мтДНК популяций Евразии.

__Достоверность основных научных положений__

Достоверность научных результатов обеспечивается исследованием четырех больших выборок украинцев (всего 511 человек, обследованных по мтДНК, из которых 410 – мужчины, обследованные по маркерам Y хромосомы). Выбор населенных пунктов для обследования произведен с учетом антропологического, лингвистического и историко-этнографического разнообразия украинцев, поэтому собранные выборки представляют основные антропологические подразделения украинцев. Анализ проводился одновременно по двум типам однородительских генетических маркеров (маркеры Y

хромосомы и мтДНК) и, таким образом, охватил и отцовскую, и материнскую линию наследования. Для проверки выводов результаты по однородительским маркерам сопоставляются с дополнительно привлеченными данными о генетической изменчивости украинцев по аутосомным маркерам, которые менее подвержены действию генетического дрейфа.

Достоверность выводов популяционного анализа и основных положений работы обеспечивается совместным применением нескольких методов сравнения данных для получения всех основных результатов.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Степень взаимного генетического сходства украинских популяций (на фоне других народов Европы) различна для двух типов однородительских ДНК маркеров. По маркерам Y хромосомы украинцы более близки друг к другу, чем к другим народам. По маркерам мтДНК отдельные популяции украинцев генетически близки не только к остальным украинцам, но и к другим народам Европы.

2. Уровень внутриэтнического разнообразия G_{ST} у украинцев по маркерам Y хромосомы в полтора раза больше, чем по маркерам мтДНК. При переходе к межэтническим различиям славян (восточных, западных, южных) этот разрыв становится огромным: G_{ST} для Y хромосомы в 20-25 раз больше, чем для мтДНК.

3. Для украинцев по обоим типам маркеров (Y хромосомы и мтДНК) характерно генетическое сходство с более северным населением Европы. Ареал генетически близких популяций включает белорусов, поляков и юго-западных русских.

4. По маркерам Y хромосомы генетические расстояния между популяциями Европы высоко коррелируют с географическими и лингвистическими расстояниями. По мтДНК и аутосомным маркерам такая корреляция одинаково низка.

Глава 1.
Обзор литературы

1.1. История формирования современного населения Украины

<u>**Древняя история юга Восточной Европы (до прихода славян)**</u>

Характер генетической изменчивости человечества определяется многократными процессами географического расселения, миграций, колонизаций, взаимодействия групп населения [Lahr and Foley, 1994]. На все подобные процессы, происходившие в палеолите, накладывались движения населения, связанные с наступлением ледника, и, в частности, последнего максимума оледенения (LGM – 20-13 тыс. лет назад), за которым последовала экспансия древнего населения на более северные территории. Предполагается, что во времена последнего максимума оледенения (20-13 тыс. лет назад) население покинуло Европу, за исключением двух областей (называемых рефугиумами), которые затем стали источниками реколонизации Европы: Иберийский полуостров и территория современной Украины. Считается, что основные компоненты генофонда Y хромосомы европейского населения оказались в Европе еще в верхнем палеолите, но были сильно перемещены и перемешаны во время последнего оледенения [Otte, 1990; Adams and Otte, 2000; Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000; Underhill et al., 2001].

На территории Украины находятся около 300 памятников среднего каменного века – мезолита [Сегеда, 2001]. В эту эпоху на территории Восточной Европы (в Прибалтике, в Поднепровье и других регионах) широко представлено европеоидное население, обладающее рядом особенностей, которые связывают его с древним населением Скандинавии, Чехии, Югославии, Греции и в Северной Африке. Есть основания считать наличие преемственности между мезолитическим и неолитическим населением этих территорий [Алексеева и Круц, 2002].

В неолитическую эпоху (VI-III тыс. до н.э.) выделяются культуры ямочно-гребенчатой керамики – население, существовавшее в лесной зоне преимущественно за счет охоты, рыболовства и собирательства. В южном и юго-западном регионах современной Украины существовали племена ленточной керамики, использовавшие земледелие и скотоводство. Различия в характере типа хозяйствования в разных регионах Украины отражают неравномерность исторического развития неолитической общности.

На севере продолжало развиваться присваивающее хозяйство, а на юге, в степной зоне, уже в позднем мезолите начался переход к производящим видам хозяйства [Історія України, 1997].

В эпоху меди, или энеолита (IV-III тыс. до н.э.) на территории Украины представлены земледельческо-скотоводческие племена трипольской культуры и культуры гумельница, сформировавшиеся на основе культуры боян и, возможно, других культур Балкано-Нижнедунайского региона. Позже появляется еще ряд культур земледельческо-скотоводческого направления. Крупнейшая культура IV-III тыс. до н.э. – трипольская – распространена на территории от юго-восточного Прикарпатья до Днепра. Ее генезис связан с Балкано-Нижнедунайским регионом, но по мере распространения она включала и местные элементы. Положение трипольской культуры было на границе мира земледельческих культур «балкано-западноукраинского» региона европейского энеолита, мира скотоводческих племен Евразийских степей и мира культур лесостепной и лесной зон Восточной Европы. Исчезновение трипольской культуры связывают с приходом скотоводческих племен из Северного Причерноморья, носителей курганных культур Украинских степей. Еще с конца IV тысячелетия в степи появляются курганы, сопровождающие курганные культуры степи. Во второй половине III тыс. до н.э. на месте трипольской культуры существуют племена ямной культуры, селившиеся в III тыс. до н.э в степи от Приуралья до Дуная. Таким образом, начиная с середины IV тыс. до н.э. происходит постепенное вытеснение более раннего населения скотоводческими племенами степи, что приводит к разрыву вековых культурных связей Правобережья Днепра с нижнедунайскими и балканскими племенами [Історія України, 1997]

Начало эпохи бронзы (II тыс. до н.э – VII в. до н.э.) связано с распространением бронзы и развитием бронзовой металлургии. В это время в регионе существует около 20 археологических культур: шнуровой и многоваликовой керамики, тшенецко- комаровская, катакомбная, срубная – которые относились к разным группам племен.

В эпоху средней и поздней бронзы на территории современной Украины выделяются культура многоваликовой керамики (Поднепровье и верхнее Подонье, вторая половина XVII-XVI в. до н.э.), срубная культура (междуречье Дона и Днепра и некоторые прилежащие территории, XVI-XII в до н.э.), сабатиновская культура (Поднепровье, правобережная степная зона, северное и северо-западное Причерноморье, XIV-XII в. до н.э.) и белозерская культура (среднее и нижнее Поднепровье, северное и северо-западное Причерноморье, XII-X в. до н.э.). В середине II тысячелетия до н.э. произошло освоение лошади как упряжного животного, что привело к преодолению пространственного барьера между разными культурами и установлению мирных, торговых и военных связей.

Последующее распространение легких колесниц связывают с ираноязычными народами, утвердившимися на юге Восточной Европы не позднее второй половины II тыс. до н.э. Носителей белозерской культуры связывают с ираноязычными киммерийцами – народом рубежа бронзового и железного века [Березанская и др., 1986].

В эпоху железа в Европе (начиная с VII в. до н.э.) можно выделить семь «миров» – социокультурных массивов – которые, будучи пестрыми в этническом и культурном отношении, все же обладали внутренним единством и определяли события, происходившие в регионе [Ефимова, 2002].

1. «Греко-римский, эллинистический» мир. Частью его являлось и Северное Причерноморье.
2. «Кельтский» мир, точнее, территория распространения латенской (IV-III – II в. до н.э.) культуры, которая простиралась от Британии до Пиренеев и Карпат. Группы населения латенской культуры, вообще говоря, в антропологическом отношении неоднородны, и не всех из них можно назвать кельтами.
3. «Мир варварских племен» Центральной, Северной и частично – Восточной Европы, которые археологически представлены памятниками ястрофской, поморской, пшеворской, оксывской, зарубинецкой, поянешты-лукашевской, а позднее – вельбаркской, черняховской и другими культурами, которые этот автор связывает прежде всего с германцами. Впрочем, этническая принадлежность носителей этих культур не рассматривается в литературе столь однозначно.
4. «Культуры зоны смешанных лесов Восточной Европы» – массив групп, рассматриваемый как балтское население.
5. «Мир культур зоны хвойных лесов» от Финского залива до Приуралья можно назвать финно-угорским.
6. «Скифо-сарматский» мир степной полосы, который, возможно, имеет смысл разделить на скифский и на сарматский, поскольку это и хронологически, и по происхождению разные массивы населения [Ефимова, 2002; Кулланда, 2006].
7. «Фракийский мир» Карпато-Дунайского региона, представленный в восточной части своего ареала фрагментарными материалами липицкой культуры (I-II в. до н.э. – III в. н.э.). Отмечен, как один из компонентов в составе населения Прутско-Днепровского междуречья в позднеримское время.

Взаимодействие этих групп населения носило самый разнообразный характер – от культурно-хозяйственного обмена, образования военно-политических объединений, до метисации (что наиболее важно для генетики). Особенности процессов метисации в

популяциях человека активно исследуются антропологами [Перевозчиков, 2003], археологами [Седов, 2002] и генетиками [Richards et al., 1996; Semino et al., 2000]. Славяне как население юга Восточной Европы, границы лесного и степного мира, в процессе формирования и дальнейшего распространения, так или иначе, были связаны именно с этими массивами населения.

Появление славянских племен в Восточной Европе

«Украинцы – один из древних народов, зародившихся в недрах восточно-славянской этнической общности. Поэтому проблема прародины той части славян, которая на этноисторической карте мира выступает под именем украинцев, сводится к поискам прародины славян» [Баран, 2000]. О последней разные исследователи придерживаются либо той точки зрения, что славянские раннесредневековые культуры сложились в каком-то небольшом регионе Верхнего Поднепровья (Н.В. Даниленко, И. Вернер, К. Годловский) или Южной и средней Польши (И.П. Русанова), либо предполагают их сложение на более широкой территории в нескольких регионах (Б.А. Рыбаков, П.Н. Третьяков, И. Херрманн, И. Земан, В. Хенсель, В.В .Седов, Z. Vaňa и др.). О.Н. Трубачев придерживается мнения о подвижности древних славян и сменяемости региона их обитания. К сожалению, антропологический материал середины 1 тысячелетия н.э. и ранее на территории Украины трудно сопоставить с данными более позднего времени: широкое распространение обряда кремации в разное время у многих, в т.ч. и славяноязычных, народов этих территорий в V-VII вв. н.э. создает разрыв между материалом ранее этого периода и средневековыми славянскими сериями и не позволяет во всей полноте применять методы палеоантропологии к археологическим культурам позднеримского времени и раннего средневековья [Баран, 2000; Ефимова, 2002].

Неоднозначны и мнения относительно степени вхождения славянских элементов в такие археологические культуры как пшеворская, черняховская, зарубинецкая и киевская – от полного преобладания до отсутствия компонента, близкого древностям славян. Более распространено мнение о возможности вхождения некоторого славянского компонента в эти культуры, наряду с кельтскими и германскими элементами в пшеворской культуре, готскими, фракийскими, позднескифскими и сарматскими в черняховской балтскими в зарубинецкой и киевской культурах (И.П. Русанова, В.В. Седов, П.Н. Третьяков, В. Хенсель).

Культурами, по мнению большинства исследователей, уже бесспорно включающими значительный славянский компонент, считаются Пражская, Пеньковская и Колочинская культуры, наиболее ранние находки которых датируются серединой-концом

V в., и более западная группа Дзедзицы-Шелиги, для которой пока что не выделено находок ранее VI в. В пространственном отношении Пражская культура, с которой связывают склавинов историка VI в. Иордана, охватывает территорию от Припяти и Среднего Днепра на северо-востоке до Дуная на Юге и междуречья Эльбы и Заале на западе. Пеньковская культура, территориально совпадающая с местом проживания антов, расположена к востоку от пражской и простирается полосой с северо-востока на юг, от верховьев Северского Донца через средний Днепр, Южный Буг и Средний Днестр до Прута. К югу, в Нижнем Подунавье на территории Румынии скрещиваются потоки пражских и пеньковских памятников. К ним прибавляется местный романским компонент, и на этой основе возникает группа Ипотешти-Киндешты-Чурелу, которая, по мнению исследователей (см., напр., [Баран, 2000]), отражает движение антов и венедов на Балканский полуостров. Далее часть из них поднялась по Дунаю в междуречье Эльбы и Заале и далее, смешиваясь с дзедзицкой группой, продвинулась в сторону Поморья. Все Левобережье Верхнего Днепра и Подесенье занимает колочинская культура, для которой признается наличие значительного балтского компонента (Z. Vaňa). Границы пражской, пеньковской и колочинской культур сходятся в Верхнем Поднепровье на Киевщине. Группа Дзедзицы-Шелиги расположена северо-западнее пражской культуры, на территории современной Северной и Центральной Польши. При наличии типологических различий между этими четырьмя археологическими культурами, сохраняется внутреннее единство славянской материальной культуры, проявляющееся в погребальном инвентаре, наборе форм лепной посуды, наличии углубленных жилищ (В.Д. Баран).

Существование в VI-VII вв. по крайней мере четырех самостоятельных раннесредневековых славянских культур, занимающих отдельные крупные регионы Восточной и Средней Европы, может предполагать собственные истоки для каждой из этих культур. Вероятно, истоки дзедзицкой группы лежат в недрах пшеворской культуры. Что касается трех других культур, то открытие нового археологического материала гуннского времени на территории Украины позволяет связать их происхождение с древностями Среднего Поднестровья и верховьев Южного Буга (связаннвми с киевскими древностями) и с древностями Среднего и Южного Поднестровья и верховьем Прута (связанными с предположительно славянской частью черняховской культуры, которая, в свою очередь, восходит к позднезарубинецким и волыно-подольским древностям) [Баран, 2000].

К вопросу о месте территории Украины в процессах сложения славянских культур следует сказать, что ареал пражской, пеньковской и колочинской культур приходятся (полностью или частично) на территорию Украины. Кроме того, древности группы

Дзедзицы-Шелиги появляются хронологически позднее этих трех культур. Некоторые исследователи предполагают самое раннее распространение славян именно на территориях современной Украины: Schtruwe и Udolph связывают самых ранних славян с Северным Прикарпатьем и Верхним Поднестровьем, В.Д. Баран указывает на то, что пограничье леса и лесостепи Украины и сопредельных областей России и Белоруссии связано с самым ранним распространением славян. Выводы, поддерживающие эту точку зрения, получены в работе [Rebala et al., 2007], исследующей полиморфизм Y хромосомы в славянских популяциях. Тем не менее, вопрос о территории сложения и характере расселения славян остается открытым.

С пражскими древностями связывают культуру племен летописных дулебов-бужан-волынян, древлян и хорватов, а с памятниками пеньковской культуры – северян на левобережье. Поляне, уличи и тиверцы в VI-VII вв. размещались на стыке пражской и пеньковской культур.

Восточно-славянские племена и Киевская Русь

В историко-этнографической взаимосвязи населения земель, в последствии вошедших в этнический ареал украинцев, важнейшую роль сыграла история Киевского государства. Это государственно-политическое образование, однажды державшее под своей властью обширнейшие территории, стало одной из основ будущей украинской государственности [Грушевський, 1992, Пономарев, 2000б].

Киевское княжество возникло на основе племенного объединения полян, которые обитали на правобережье среднего Днепра. Уже к концу IX века поляне, вернее уже Киевская Русь, покорила древлян, дреговичей, северян и другие восточно-славянские племена. В последний раз в летописи имя полян упоминается под 944 годом.

Ниже приведены сведения о восточнославянских племенах, входивших в состав Киевской Руси и игравших важную роль в истории восточных славян. Карта, изображающая географическое положение племен, обитавших в интересующей части Восточной Европы, представлена на рис. 1 [Алексеева, 2002].

Северяне населяли территории к востоку от среднего течения Днепра, вдоль рек Десна, Сейм и Сула. Существование племенного объединения северян как самостоятельного политического объединения прослеживается от VIII до XI века. В VIII и IX веках они вынуждены были платить дань хазарам, позже были подчинены князем Олегом и стали одним из племен, вошедших в основу населения Киевской Руси. Позже на территории северян возникло Черниговское княжество. Последним упоминанием о северянах было летописное сообщение от 1024 года.

Древляне жили по Припяти, Горыни, Случи и Тетереву. С начала XI в. Древлянская земля входит в состав Киевского княжества.

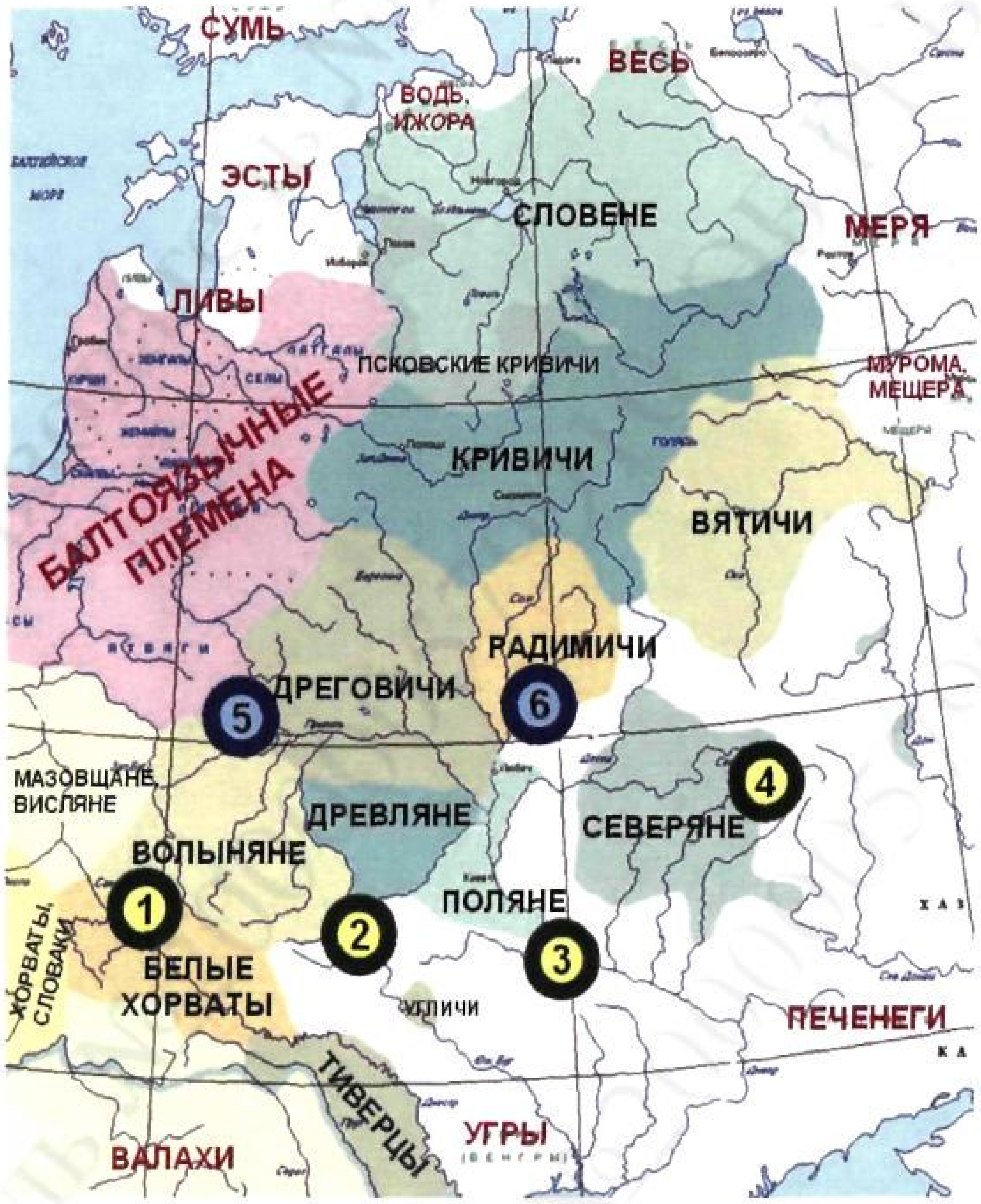

Рисунок 1. Славянские племена (IX в.) на географической карте и локализация выборок, исследуемых в настоящей работе, а также двух выборок Белорусского Полесья, привлекаемых для сравнения

Обозначения выборок:
Выборки, исследуемые нами в настоящей работе:
1 – западные украинцы, 2 – подольские украинцы, 3 – днепровские украинцы, 4 – восточные украинцы.
Выборки Белорусского Полесья, привлекаемые для сравнения:
5 – юго-западные белорусы, 6 – юго-восточные белорусы.

Дреговичи обитали между Припятью и Западной Двиной. Подчинение дреговичей киевским князьям произошло, вероятно, очень рано. На территории дреговичей впоследствии образовалось Туровское княжество, а северо-западные земли вошли в состав княжества Полоцкого.

Волыняне проживали на территории Западной Волыни в VI – начале X вв. Более ранние их названия – дулебы и бужане. В 981 волыняне были подчинены князем Владимиром I и вошли в состав Киевской Руси. Позже на территории волынян образовалось Галицко-Волынское княжество.

Кривичи в VI-X веках занимали верховья Волги, Днепра и Западной Двины, южную часть бассейна Чудского озера и часть бассейна Немана. В Ипатьевском списке кривичи упомянуты в последний раз под 1128, а полоцкие князья названы кривичскими под 1140 и 1162. Юго-западная, полоцкая ветвь кривичей также именуется полочанами. Кривичи стали одним из племенных объединений, вошедших в состав Полоцкого княжества. Вместе с дреговичами, радимичами и некоторыми балтийскими племенами эта ветвь кривичей составила основу белорусского этноса.

Радимичи обитали в междуречье верхнего течения Днепра и Десны. Около 885 г. радимичи вошли в состав Киевской Руси.

Тиверцы жили между Днестром и Дунаем у побережья Черного моря. В середине X века земли тиверцев вошли в состав Киевской Руси.

Уличи (угличи) населяли в период VIII-X веков земли вдоль нижнего течения Днепра, Южного Буга и побережья Черного моря. В разных летописях их имя читается по-разному – уличи, улучи, угличи, улутичи, лютичи, лучане. Столицей уличей был город Пересечень. В первой половине X века уличи вошли в состав Киевского княжества. Позже уличи и соседние тиверцы были вытеснены на север прибывшими печенежскими кочевниками, где перемешались с волынянами. Последнее упоминание об уличах датируется летописью 970-х годов.

Белые хорваты жили в окрестностях города Перемышль на реке Сан. В конце X века вошли в состав Киевского княжества, затем являлись частью Галицко-Волынского княжества.

Вятичи – союз славянских племен, живших в верхнем и среднем течении Оки. Некоторые связывают происхождение этого названия с морфемой "вен" и венедами (или венетами/вентами) (название «вятичи» произносилось как «вентичи»). В середине X века Святослав присоединил земли вятичей к Киевской Руси, но до конца XI века эти племена сохраняли определенную политическую независимость. С XII века территория вятичей оказалась в составе Черниговского, Ростово-Суздальского и Рязанского княжеств. До конца XIII века вятичи сохраняли многие языческие обряды и традиции, в частности кремировали умерших. Вятичи дольше других славян сохраняли свое племенное имя. В последний раз вятичи упоминаются летописью под таким племенным именем в 1197 г.

Словене (новгородские, ильменские славяне) жили во второй половине первого тысячелетия в бассейне озера Ильмень и верхнего течения Мологи и составляли основную массу населения Новгородской земли.

Таким образом, в основе населения Украины лежит население восточнославянских племен (полян, древлян, волынян, северян, уличей, тиверцев, белых хорватов), к северу от

которых находятся иные восточнославянские племена, в большей степени контактировавшие с балтоязычным населением, а на востоке также и с финноязычным населением. На востоке от восточнославянских племен территории Украины располагается степной мир, к югу – угры, к юго-западу – валахи, к западу и северозападу – другие славянские племена и государства.

К XII веку Киевская Русь занимала огромную территорию, но в XI-XIV вв. началось ее дробление. Отдельные земли (княжества) представляли собой территориально-политические образования, получавшие все большую независимость от центральной (киевской) власти. Основными такими самостоятельными землями были Киевщина, Переяславщина, Черниговщина, Северщина, Галицкая земля, Холмщина, Подолье, Волынь, Карпатская Украина, Брацлавщина [Пономарев, 2000а]. Начиная с XV века разные княжества оказываются во власти соседних государств, по границам которых устанавливаются некоторые культурно-этнографические различия.

<u>Этнический ареал украинцев на политической карте Восточной Европы</u>

Наиболее принята точка зрения, согласно которой формирование украинцев как этноса началось в период феодальной раздробленности Древнерусского государства (XII-XIII вв.), а завершилось в XIV-XV вв. Важнейшим ядром сложения украинского этноса стало сложение казачества. Слово «казак» известно с XIV в., но казачество как политическая сила сложилось несколько позже. Центром казачества стало Запорожье. Начиная с XV века разные части будущей Украины (а Галиция – с начала XIII века) оказываются во власти соседних государств. В условиях усиления феодального гнета начиная с этого времени крепостное население более северных территорий убегало на окраины, в степи, и присоединялось к казачеству. Запорожье стало центром особой историко-этнографической группы с определенными особенностями, в значительной степени военизированной и в итоге ставшей политической силой, направленной против феодального гнета [Грушевський, 1992; Баран, 2000; Пономарев, 2000б]. Так, украинские авторы XVII в. подчеркивали что Запорожская Сечь является продолжением Киевской Руси, а Богдан Хмельницкий, возглавлявший национально-освободительную войну против Польши и возродивший государственность украинского народа, называл себя не только «гетьманом Украины», но и «князем русским» [Баран, 2000].

С 70 гг. XVII века разные части Украины входят в состав Речи Посполитой, Османской Империи (Правобережье) и Московского царства (Левобережье). В 1764 году императрица Екатерина II издала указ об отмене старшинского управления в

Левобережной Украине (входившей в состав Российской Империи) и создала на его месте Малороссийскую коллегию во главе с П. Румянцевым, и установила там управление генерал-губернатора. В 1775 году Екатерина II изменила статус Запорожской Сечи, причислив ее к Новороссийской губернии. В 1783 году она преобразовала Запорожское Войско в Черноморское Казачье Войско, вошедшее в состав российской армии. Позже войско переместилось на Кубань, где стало одним из составляющих этнических компонентов кубанских казаков, проживающих в устье Кубани [Грушевський, 1992]. Выше по течению Кубани среди населения, сформировавшего кубанское казачество, уменьшается доля казаков, переселенных на кубанские земли, и начинает резко преобладать доля переселенцев из земель Центральной России [Громов, 1991].

В 1676 году Правобережье было поделено между польским королем и турецким султаном. С 1714 года на Волыни, в Подолье, части правобережной Киевщины окончательно утвердилась польская власть. Однако в течение XVIII в. Польша как политическая сила ослабла. В 1772 году, в ходе войны, в которой участвовали Российская Империя, Австрия, Пруссия, Польша и Османская Империя, территория Польши была впервые была поделена между Россией, Австрией и Пруссией. Тогда в состав России вошли пограничные белорусские земли, Австрии отошла Галиция, Русское и Белзское воеводства, части Подольского и Волынского воеводств и Холмской земли. В 1783 году к России отошел Крым, а в 1791, по результатам русско-турецкой войны 1787-1791 гг. – Северное Причерноморье. В 1791 году, после введения в Варшаву российских войск, был вновь произведен раздел Польши между Пруссией и Россией. К Российской Империи отошли Киевщина, Подолье и значительная часть Волыни. После восстания в Польше 1794 года, подавленного прусскими и российскими войсками, Россия присоединила остальные белорусские и украинские земли, кроме самой западной части Украины. Остальные земли отошли к Австрии. Таким образом, к концу XVIII века территории Украины входили в состав Российской и Австрийской Империй [Грушевський, 1992]. Первая Мировая война и революционные события в России завершились приходом к власти советского правительства. С 1917 по 1920 год на территории Украины существовала Украинская Народная Республика, а в 1920 году на Украине установилась советская власть, и Украинская ССР вошла в состав СССР. В 1939 году к СССР была присоединена западная часть современной Украины, которая к концу Второй Мировой войны вошла в состав УССР. В декабре 1991 года на территории УССР было образовано независимое государство Украина [Історія України, 1997].

1.2. Разнообразие современного украинского населения

Важной особенностью населения современной Украины принято считать большое антропологическое и культурно-этнографическое разнообразие в границах этнического ареала [Пономарев, 2000а; Дерябин, 2002б]. Это разнообразие отражается в сложном характере историко-этнографического районирования исторического ареала украинского этноса.

1.2.1. Историко-этнографическое районирование

На рис. 2 представлены основные историко-этнографические подразделения украинцев [Пономарев, 2000а]. Ниже следует их описание.

Рисунок 2. Карта историко-этнографического подразделения украинского этноса в конце XIX в. [Пономарев, 2000а]. Цветными кружками отмечено положение выборок, исследуемых в настоящей работе, а также двух выборок Белорусского Полесья, привлекаемых для сравнения

Обозначения выборок:
Выборки, исследуемые нами в настоящей работе:
1 – западные украинцы, 2 – подольские украинцы, 3 – днепровские украинцы, 4 – восточные украинцы.
Выборки Белорусского Полесья, привлекаемые для сравнения:
5 – юго-западные белорусы, 6 – юго-восточные белорусы.

Среднее Поднепровье связывают с зарождением украинского народа и обретением государственности. Ядро украинского этноса формировалось на основе полян, северян и древлян при ведущей роли первых. Объединивший их этноним «Русь» дал название территориально-политическому объединению «Русская земля», включавшему Киевщину, Переяславщину и Черниговщину. До XI в. эти земли подчинялись Киеву, а затем ведущая роль перешла к Чернигову («Северская земля», **Северщина**). В дальнейшем Северщина по специфике этнокультурного развития выпадает из некогда единого Поднепровья.

Среднее Поднепровье включало всю правую сторону Днепра. Юго-Западные рубежи Среднего Поднепровья простирались до верховьев Южного Буга, за которыми были земли Галицкого княжества. С южной стороны были земли Надпорожья, граничившие с Дикой степью, населенной кочевыми народами, в том числе – половцами.

Подолье в качестве самостоятельной земли впервые упоминается в XIV в. Еще раньше так называли *дольную*, т.е. нижнюю часть Галицко-Русского княжества. С 1434 Подолье теряет целостность и независимость. Одна его часть под названием Подольского воеводства отходит к Польскому королевству, а другая – Брацлавское воеводство – входит в состав Великого княжества Литовского, которые в 1569 г. по Люблинской унии объединяются в Речь Посполитую (1569-1795). После первого раздела Польши (1772) оба воеводства отошли к России, где были преобразованы в Волынскую и Подольскую губернии. В 1917 году западные земли Подолья вошли в состав Польши, а в 1939 году в составе СССР соединились с основной частью Подолья.

Галиция являлась в IX-X веке западной окраиной Киевской державы и называлась тогда Червоной, или Чермной Русью. Ее земли были подчинены Киеву в 981 году Владимиром I, но оставались относительно самостоятельными. Червоная Русь тогда включала Холмщину, Перемышлянщину, Теребовлянщину и Звенигородщину. Владимирко Володаревич в XII в. объединил эти земли в Галицкое княжество. Основную территорию Галицкого княжества составили бывшие земли карпатских хорватов и северо-западные окраины земель тиверцев. В 1199 году было создано Галицко-волынское княжество, включившее территории племенных союзов дулебов-волынян, карпатских хорватов, тиверцев. Галицкая земля, на протяжении почти 400 лет входившая в состав Киевской Руси, в XIII веке попадает в зависимость от Венгрии, а в 1387 – от Польши. В 1772 году во время первого раздела Польши она входит в состав Австрии. После Первой Мировой войны Галиция возвращается к Польше, а в 1939 году входит в состав УССР.

Запорожье. В районе днепровских порогов, близ о. Хортица для охраны купеческих караванов от степняков с X в. стали создаваться укрепления, бурно

разраставшиеся в XII-XIII вв. Постепенно сложилась самостоятельная земля «Надпорожье», давшая начало Запорожской Сечи, территориально-политическому ядру казачества. В XV в. волна бежавших стала мощнее из-за увеличения панщины (барщины). Центром казачества стало Запорожье – земля южнее днепровских порогов, которая в ходе национально-освободительной войны постоянно расширялась и, по сути, превратилась в территориально-политическое образование. В 1775 году, после подавления Пугачевского восстания Екатериной II, Запорожская Сечь была лишена самостоятельной политической силы и преобразована в Черноморское казачье войско.

Слобожанщина (территории нынешней Харьковской, частично – Сумской и восточных районов Полтавской областей) осваивавалась с середины XVII в. преимущественно переселенцами с Правобережья. Среди этих переселенцев преобладали украинские казаки (черкасы) и бежавшие от шляхты крестьяне. Значительную часть переселенцев составляли русские из глубинных губерний России. Аналогичная ситуация была для **донщины** (нынешние Донецкая и Луганская области), интенсивно заселявшейся в XVIII-XIX вв. выходцами из Украины и России. После освоения здесь угольных разработок, поток русского населения на донщину возрос.

Полесье – северные области Украины, граничащие с Белоруссией и Россией. В письменных источниках название «Полесье» встречается довольно рано, например, в Ипатьевской летописи – под 1274 годом. В широком смысле Полесье включает в себя и земли по южным границам Белоруссии, и Смоленскую, и Брянскую области России. Собственно Полесьем (Поліссям) на Украине называется территория Поприпятья, составлявшая основу Турово-Пинского и Черниговского княжеств. В этом регионе ранее соприкасались разные восточно-славянские племена – поляне, северяне, древляне, волыняне и дреговичи [Кухаренко, 1968]. Позже эта земля долго была границей сфер влияния соперничавших Киевского и Владимиро-Волынского (позже – Владимиро-Галицкого) княжеств. В XIV в. Полесье вошло в состав Великого княжества Литовского. В середине XVII в. левобережное Полесье вошло в состав России, а правобережное осталось в Речи Посполитой. Таким образом, сформировались две этнографические зоны Полесья – Наддеснянская (Черниговская, или Левобережная) и Припятская (Правобережная).

Подкарпатская Русь (Подкарпатская Украина, Закарпатье) и **Северная Буковина** оказываются сильнее всех других регионов изолированы от остальной части современной Украины. Население этих историко-этнографических регионов в своей основе восточнославянское, происходит от белых хорватов и тиверцев (населявших Поднестровье с VI-VII вв.). Позже, начиная с XIII в., сюда проникают волохи – предки

молдаван и румын. Подкарпатская Русь (Закарпатье) входила в состав Венгрии с XII в. до 1940 года. Буковина, с 1141 г. входившая в состав Галицкого княжества, в XIV в. была завоевана Венгрией, а с 1359 года стала составной частью Молдавского княжества, позже – Румынии. Эти территории были присоединены к остальной части Украины только во время Второй Мировой войны.

Покутье – территория, расположенная на крайнем востоке Карпат – в разное время относилась то к Галицкой земле, то к Буковине. Покутье граничило с Подольем и Валахией (Молдавией), Трансильванией и Червонной Русью и в разное время оказывалось под властью разных княжеств, что сформировало специфику населения региона.

Юг Украины (восточные и южные земли) был освоен украинцами исторически недавно, в XVII-XVIII вв., точнее, в это время он был завоеван у крымских татар и Турции. По летописным сведениям, эти территории в VIII-X вв. были славянскими и доходили до Дона. Затем последовало наступление печенегов и половцев. По сути «Юг Украины» – собирательное название ряда регионов с разной историей, составом населения и культурой. Сюда относятся Южная Бессарабия, Новороссия, Таврия и Донбасс – историко-этнографические регионы, сформировавшиеся сравнительно недавно – в XVII-XIX вв. *Новороссия* впервые упоминается в царском указе 1764 года о преобразовании Новой Сербии и Новой Слобожанщины в Новороссийскую губернию. Решающую роль в ее освоении сыграли украинцы (в частности – причерноморское казачество), но были также миграционные волны сербов, болгар, молдаван, волохов Северного Причерноморья. После победы России над Турцией в 1774 году к России отошел Крым. С этого времени в Крыму появились многочисленные русские и украинские переселенцы. Таким образом, население этого региона чрезвычайно разнородно, сформировано в результате многократных иммиграций разного по происхождению населения.

Южная Бессарабия – своеобразный регион, сформировавшийся в процессе миграций украинцев, а отчасти и других народов (русских, гагаузов, молдаван) после победы России над Турцией.

1.2.2. Антропологические варианты украинцев

На основе данных Русской, Украинской и Белорусской антропологических экспедиций [Происхождение и этническая история русского народа, 1965; Витов, 1964, 1997; Алексееу и др., 1994; Дяченко, 1965] профессором В.Е. Дерябиным был проведен единый анализ всего восточнославянского населения методами многомерной статистики

[Дерябин, 2002а, 2002б]. Согласно результатам канонического анализа, популяции Украины образуют три кластера, **первый** из которых включает украинцев Волыни, Полесья, Подолья, Среднего Поднепровья, Запорожья, Южной Бессарабии и Молдавии, к которым близки белорусы и поляки.

Второй кластер включает украинцев Галиции, Буковины и Закарпатья, а также чехов, словаков, немцев, венгров и румын, проживающих на Украине.

Третий кластер состоит из молдаван, гагаузов, болгар и приазовских албанцев.

Рисунок 3. Карта антропологических типов украинцев (по [Дерябин, 2002а]) и положение на ней изученных нами популяций, а также популяций Белорусского Полесья, привлеченных для сравнения

Обозначения:
Границы между антропологическими типами обозначены пунктирными линиями.
Выборки, исследуемые нами в настоящей работе:
1 – западные украинцы, 2 – подольские украинцы, 3 – днепровские украинцы, 4 – восточные украинцы.
Выборки Белорусского Полесья, привлекаемые для сравнения:
5 – юго-западные белорусы, 6 – юго-восточные белорусы.

Каждый из этих кластеров подразделяется на более мелкие. **Первый** кластер подразделяется на географические три зоны. Первая зона включает группы украинцев Волыни, Полесья и Северщины, а также – белорусов и называется **полесским** антропологическим типом, представленным западным и восточным вариантами [Дерябин,

2002а]. Вторая зона объединяет украинцев Подолья, Среднего Поднепровья и Слобожанщины и соответствует **центральноукраинскому** антропологическому типу, который, в свою очередь, подразделяется на западный и восточный вариант. Третья зона включает украинцев Запорожья, Донщины и других южных историко-этнографических регионов и соответствует **нижнеднепровскому** антропологическому типу. Все три зоны в большой степени трансгрессируют, то есть – пересекаются и обособлены друг от друга нечетко [Дерябин, 2002б].

Во втором кластере, объединяющем западных украинцев и группы народов Центральной Европы, выделяются две зоны. Первая включает украинцев, живущих в бассейне верхнего Днестра и в юго-восточной части Польши и может быть названа **закарпатско-верхнеднестровским** антропологическим типом. Второй кластер включает украинцев собственно Карпат, Буковины и Закарпатья и близок к **карпатскому** антропологическому типу (по В.Д. Дяченко). К нему близки народы Центральной Европы, живущие на Украине.

Третий кластер соответствует **прутскому** антропологическому типу по В.Д. Дяченко [Дерябин, 2002а].

Названые кластеры и соответствующие им антропологические типы приведены на карте (рис. 3).

По дерматоглифическим признакам показано отсутствие четко направленных различий между территориальными группами украинцев, но наличествует тенденция к выделению полесской и закарпатской зон.

Что касается места украинцев в антропологической классификации, в составе славян выделяют несколько групп антропологических типов, образующих компактные ареалы: беломоро-балтийский (название предложено Н.Н. Чебоксаровым), восточноевропейский (И.Е. Деникер), днепро-карпатский, понтийский (В.В. Бунак) и динарский (И.Е. Деникер). Судя по антропологическим характеристикам, украинцы входят в днепро-карпатскую группу популяций. Сюда же входят прикарпатские этнографически группы, словаки и частично чехи, сербы и хорваты, южные, центральные и восточные венгры. Территориальные вариации антропологических особенностей украинцев появляются, как правило, в зонах контакта с другими народами. Основной антропологический тип, характерный для украинцев, не может рассматриваться как пришлый или недавно сформировавшийся. По крайней мере, основа его обнаруживается на территории современной Украины в эпоху средневековья. «Широколицесть» древлян, уличей и волынян, мезокефалия полян, принимавших участие в сложении антропологического облика украинцев, вполне могут рассматриваться как

морфологическая основа для формирования тех отличительных особенностей физического типа, которые наиболее характерны для украинцев [Алексеева и Дяченко, 2000].

1.2.3. Лингвистическое членение украинского языка

При обсуждении вопроса как о возникновении, так и о характере структуры украинского языка следует иметь в виду, что многие диалектные процессы не замыкаются границами одного языка, а охватывают сопредельные зоны соседних языков [Бромлей, 1985]. К сожалению, до сих пор отсутствует синтез информации по истории восточнославянских диалектов, который позволил бы определить региональные особенности восточнославянского континуума на различных этапах развития, засвидетельствованные письменными памятниками.

Древнейшие восточнославянские памятники письменности свидетельствуют о наличии черт, которые в дальнейшем в значительной степени определили специфику структуры каждого из восточнославянских языков. На основании исследования памятников восточнославянской письменности установлено, что в протоукраинской языковой области в XI-XII вв. складывались многие специфические черты структуры украинского языка. К концу XIII в. глубокие фонетические изменения имеют уже не общевосточнославянский характер, а «ограниченную сферу распространения», что является показателем существования отдельного украинского языка наряду с другими восточнославянскими, хотя общие черты этих новых языков сохраняются еще длительное время [Гриценко, 2000].

Монголо-татарское нашествие в 1240 году, когда Киевом была утрачена роль административно-политического центра, резко изменило этноязыковую карту Киевской Руси. Это понизило роль киевского койне как престижного образца и Киева как центра книжности и летописания с уже четко определившимися и устоявшимися нормами литературного языка. Последовавшее затем возвышение Галича как одного из центров юго-западнорусской книжности, было относительно кратковременным [Генсьорський, 1958]. Затем следует период административно-территориальной и социально-политической неустойчивости украинских земель, неоднократно делившихся между разными государствами, период, когда Украина, по сути, не имела своей государственности. Новые административные границы нередко сдерживали продвижение языковых инноваций, возникающих как спонтанно, так и вследствие иноязычных влияний. Сосуществование на различных территориях и в различные периоды

морфологическая основа для формирования тех отличительных особенностей физического типа, которые наиболее характерны для украинцев [Алексеева и Дяченко, 2000].

1.2.3. Лингвистическое членение украинского языка

При обсуждении вопроса как о возникновении, так и о характере структуры украинского языка следует иметь в виду, что многие диалектные процессы не замыкаются границами одного языка, а охватывают сопредельные зоны соседних языков [Бромлей, 1985]. К сожалению, до сих пор отсутствует синтез информации по истории восточнославянских диалектов, который позволил бы определить региональные особенности восточнославянского континуума на различных этапах развития, засвидетельствованные письменными памятниками.

Древнейшие восточнославянские памятники письменности свидетельствуют о наличии черт, которые в дальнейшем в значительной степени определили специфику структуры каждого из восточнославянских языков. На основании исследования памятников восточнославянской письменности установлено, что в протоукраинской языковой области в XI-XII вв. складывались многие специфические черты структуры украинского языка. К концу XIII в. глубокие фонетические изменения имеют уже не общевосточнославянский характер, а «ограниченную сферу распространения», что является показателем существования отдельного украинского языка наряду с другими восточнославянскими, хотя общие черты этих новых языков сохраняются еще длительное время [Гриценко, 2000].

Монголо-татарское нашествие в 1240 году, когда Киевом была утрачена роль административно-политического центра, резко изменило этноязыковую карту Киевской Руси. Это понизило роль киевского койне как престижного образца и Киева как центра книжности и летописания с уже четко определившимися и устоявшимися нормами литературного языка. Последовавшее затем возвышение Галича как одного из центров юго-западнорусской книжности, было относительно кратковременным [Генсьорський, 1958]. Затем следует период административно-территориальной и социально-политической неустойчивости украинских земель, неоднократно делившихся между разными государствами, период, когда Украина, по сути, не имела своей государственности. Новые административные границы нередко сдерживали продвижение языковых инноваций, возникающих как спонтанно, так и вследствие иноязычных влияний. Сосуществование на различных территориях и в различные периоды

украинского языка и польского, русского, румынского, немецкого, венгерского, чешского, крымско-татарского языков, а также языков книжности – церковнославянского, латинского, греческого – не могло не отразиться на структуре и функциях украинского языка, создавало различные условия для книжно-письменной традиции и становления украинского литературного языка. Амплитуда колебаний этих условий была очень *широкой* – от функционирования украинского (украинско-белорусского) *книжно*-письменного языка в качестве языка делового, официального в Литовском княжестве до использования его только в сфере обиходного общения низшего сословия с запрещением специальными указами права на преподавание, словесно-художественного творчества, делопроизводства на украинском языке [Гриценко, 2000].

На рис. 4 представлена карта говоров украинского языка.

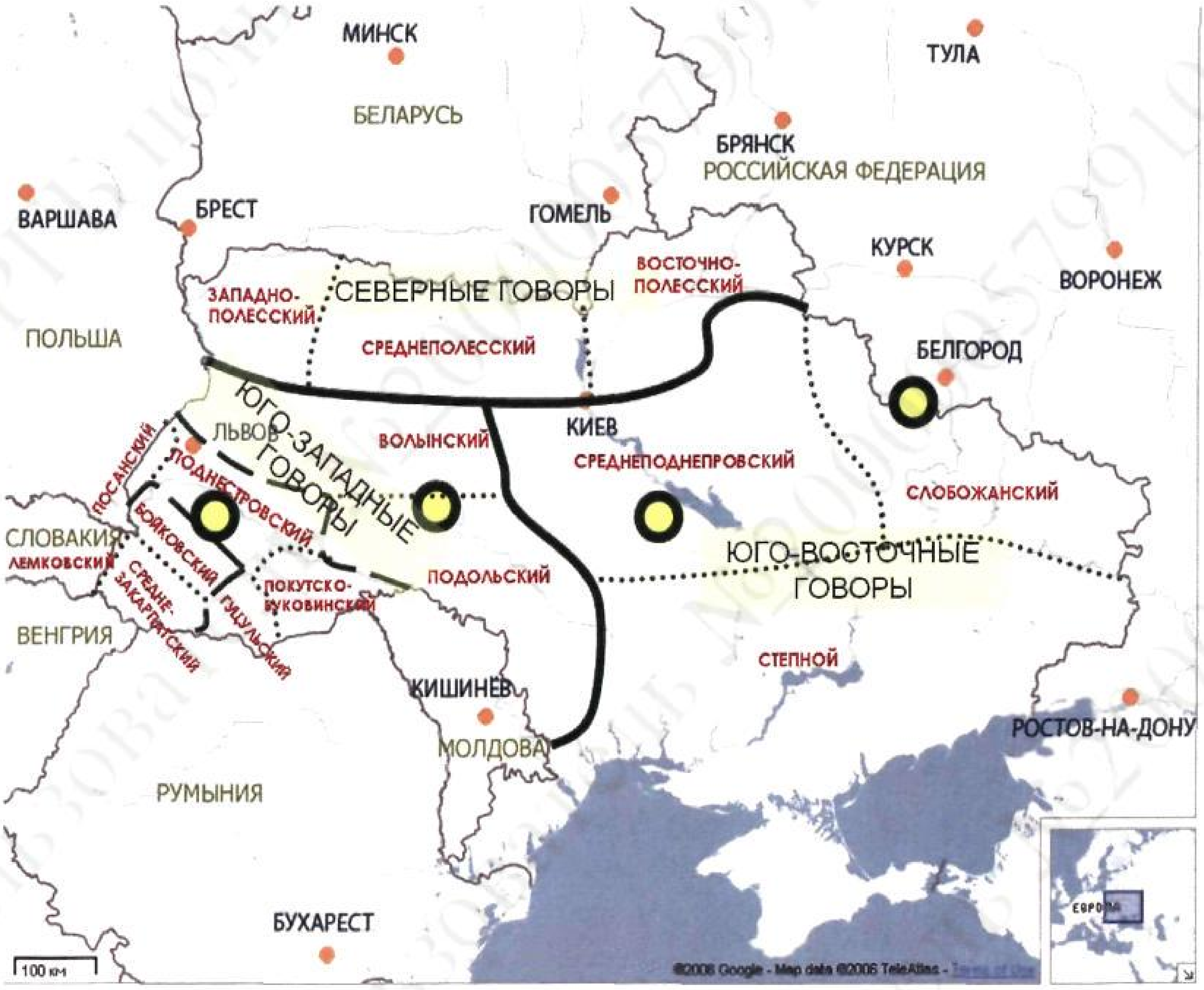

Рисунок 4. Карта говоров украинского языка[Гриценко, 2000] и положение на ней изученных популяций (слева направо – западные, подольски, днепровский и восточные украинцы). Сплошными линиями отмечены границы между наречиями, прерывистыми линиями – границы между группами говоров в составе юго-западного наречия, точками –границы между отдельными говорами. Лемковский говор украинского языка находится за пределами границы Украины, поскольку лемки живут западнее. Другие украинские говоры в иноязычном окружении не обозначены.

Украинский язык представлен тремя группами говоров (наречиями). Северная группа на западе ограничена ареалом польского языка (граница на территории Польши), на севере – ареалом белорусского языка, на северо-востоке – ареалом русского языка.

Юго-западное наречие распространено на территории юго-западных областей Украины. Непосредственным его продолжением являются украинские диалекты Польши, Восточной Словакии, Румынии, Молдовы. В ее составе выделяются три группы говоров: волыно-подольская (включающая волынский и подольский диалекты), галицко-буковинская (включающая поднестровский, покутско-буковинский, гуцульский и посанский диалекты) и карпатская (бойковский, среднезакарпатский и лемковский диалекты).

Юго-восточное наречие включает говоры Среднего Поднепросья, Юга и Востока Украинцы, а также островные говоры прилегающих районов Курской, Воронежской, Белгородской и Ростовской областей России. Переселенческие говоры юго-восточного типа распространены на Кубани, Ставрополье, Поволжье, Сибири, Казахстане, на Дальнем Востоке.

1.3. Генетические маркеры в популяционных исследованиях

Методы популяционной генетики человека позволяют исследовать генетическую структуру системы популяций (т.е. характер генетических связей между популяциями этой системы). Многие демографические события оставляют свой отпечаток в генофонде народонаселения [Рычков и др., 1980]. Изучением пространственной структуры и разнообразия генофонда в связи с географическим положением популяций занимается *геногеография* [Серебровский, 1928; Cavalli-Sforza et al. 1994]. Важное место занимают исследования действия на генофонд климатических условий [Spitsyn et al., 1998], эпидемий [Galvani and Slatkin, 2003] и других условий окружающей среды. Анализ пространственной (географической) структуры популяций – одно из основных направлений в решении проблем микроэволюции.

В настоящем исследовании используются однородительские ДНК-маркеры: передающиеся только по отцовской (маркеры NRY) либо только по материнской линии наследования (маркеры мтДНК). Эффективный размер популяции для этих маркеров в 4 раза меньше, чем для аутосомных, что приводит к более сильному воздействию на них дрейфа генов. Но в отличие от аутосомных ДНК маркеров, в этих участках ДНК не происходит рекомбинации генетического материала, и накопление изменчивости происходит только за счет мутирования в каждой отдельной молекуле. Поскольку все Y хромосомы и мтДНК человека обладают общим происхождением и изменяются только за счет возникновения мутаций, можно построить два филогенетических древа для всех встречаемых вариантов Y хромосомы и мтДНК, соответственно. Эти древа будут отражать степень родства обследованных индивидов по маркерам Y хромосомы или мтДНК [Herrnstadt et al., 2002; Kivisild et al., 2004; Rootsi et al., 2004, Behar et al., 2006]. Каждый этнос или популяцию можно охарактеризовать преобладанием тех или иных ветвей (гаплогрупп) двух этих родословных древ. Преобладание в двух группах населения одних и тех же гаплогрупп говорит о генетическом родстве населения по соответствующей группе маркеров [Silva et al., 2002; Tambets et al., 2004; Rebala et al, 2007].

Исследование с помощью матрилинейного маркера – мтДНК – отражает историю материнской линии, а с помощью патрилинейных маркеров – маркеров NRY – историю отцовской линии преемственности. Различия в истории популяций по маркерам NRY и мтДНК представляют большой научный интерес [Bedoya et al., 2006].

1.3.1. Маркеры Y хромосомы

Y хромосома содержит около 60 млн. н.п., более 20 генов. Два сегмента Y хромосомы (так называемые псевдо-аутосомные сегменты) рекомбинируют с X хромосомой и фланкируют нерекомбинирующую часть (NRY – non-recombining Y) [Freije et al., 1992]. Общая длина рекомбинирующего с X участка Y хромосомы– менее 3 млн. н.п. Полная нуклеотидная последовательность Y хромосомы была получена в 2003 году [Skaletsky et al., 2003]. В NRY было обнаружено по крайней мере 156 транскрибируемых участков, которые все находились в эухроматиновом участке хромосомы. Половина этих участков кодирует 27 белков или белковых семейств, 11 из которых транскрибируются только в половых железах [Lahn and Page, 1997]. NRY можно, разбить на два участка – эухроматиновый и гетерохроматиновый. Эухроматиновый участок занимает около 24 млн. н.п., включая участок в 8 млн.п.н. на коротком плече (Yp) и участок в 14,5 – на длинном плече (Yq). Для популяционно-генетических исследований используют маркеры нерекомбинирующего участка Y хромосомы.

Если в клетках зародышевого пути происходит мутация в Y хромосоме, она будет передаваться от отца к сыну. Сочетания мутаций в нерекомбинирующей части Y хромосомы, называемые гаплотипами, могут меняться только за счет новых мутаций. Поэтому все обнаруженные гаплотипы можно объединить в одно филогенетическое древо, отражающее происхождение гаплотипов друг от друга и от предполагаемых предковых вариантов [Semino et al., 2000; Jobling and Tyler-Smith, 2003]. Группа родственных гаплотипов, определяемая по общему набору определенных замен (обычно – однонуклеотидных полиморфизмов) называется гаплогруппой Y хромосомы. Гаплогруппы могут объединять в своем составе более дробные гаплогруппы (см., напр., [Rootsi et al., 2004, Cinnioglu et al., 2004] и др.). Сходное соотношение гаплогрупп в популяциях говорит о том, что население, составляющее их, родственно по маркерам Y хромосомы [Underhill et al., 2000; Wells et al., 2001; Karafet et al., 2002; Kasperaviciute et al., 2004; Rebala et al., 2007]. При необходимости более подробного исследования внутреннее подразделение гаплогрупп достигается с помощью исследования микросателлитных повторов [Bosch et al., 2002; Roewer et al., 2005]. Анализ полиморфизма Y хромосомы позволяет на тонком уровне выявлять генетические связи с окружающими популяциями [Rosser et al., 2000; Спицын и др. 2001; Bosch et al., 2006]

В 2003 году был организован международный консорциум по Y хромосоме [The Y Chromosome Consortium, 2002], который выработал номенклатуру гаплогрупп NRY, ныне общепринятую в исследованиях полиморфизма Y хромосомы.

1.3.2. Маркеры митохондриальной ДНК

В человеческой клетке – сотни митохондрий, и в каждой митохондрии – десятки копий мтДНК. В зрелых ооцитах млекопитающих мтДНК обнаруживается в количестве до 200 000 копий. МтДНК представляет собой кольцевую двухнитевую хромосому, состоящую из двух цепей – H и L, которые различаются по массе. Длина мтДНК у первого исследованного человека оказалась равной 16568 п.н. (см. рис. 5). Эта, так называемая «Андерсоновская», или «кембриджская», последовательность (CRS – Cambridge reference sequence), была впервые опубликована в [Andreson et al., 1981]с ошибками, обнаруженными позже [Andrews et al., 1999]. В частности, выяснилось, что длина последовательности мтДНК CRS составляет не 16569, а 16568 н.п. Исправленный вариант CRS обозначают rCRS (revised CRS).

Таблица 1

Гены, имеющиеся в митохондриальной ДНК человека [Anderson et al., 1981; Сингер, Берг, 1998]

Тип гена	Число генов в мтДНК
Субъединицы внутримембранного дыхательного комплекса	13
Рибосомальные РНК	2
тРНК	22
ИТОГО	**37**

В отношении гипервариабельных сегментов, которые исследуются наиболее часто, CRS не отличается от rCRS. Функционально мтДНК разделяют на так называемые кодирующий (00578-16023) и контрольный регион (16024-00574[1]). В кодирующей части расположено 37 генов (табл. 1): 13 субъедниц внутримембранного дыхательного комплекса и гены двух рибосомальных и 22 тРНК. В контрольном регионе расположен сайт инициации репликации H-цепи и сайты инициации транскрипции обеих цепей. Контрольный регион реплицируется в последнюю очередь и долго существует в виде нереплицированного (общего для двух новых цепей) участка – так называемой D-петли (D-loop). Внутри D-петли существует 3 гипервариабельных сегмента (см. табл. 2). Накопление мутаций в них происходит особенно быстро. На D-петлю приходится около 23% всего полиморфизма мтДНК у человека при ее общей длине 6,8% от всей мтДНК

[1] Здесь и далее используется нумерация сайтов в соответствии с rCRS [Anderson et al., 1981; Andrews et al., 1999].

[Horai et al., 1995]. Многие мутации, возникающие в D-петле, фиксируются и ведут себя как условно нейтральные. Мутации, возникающие в кодирующем регионе, наоборот, фиксируются значительно реже. Основная часть полиморфизма мтДНК сосредоточена в гипервариабельных сегментах контрольного региона.

Таблица 2

Гипервариабельные сегменты D-петли мтДНК [Lutz et al., 1998; Malyarchuk et al., 2002]

Номер гипервариабельного сегмента	Позиция начала сегмента	Позиция конца сегмента
ГВС1	16024	16365
ГВС2	00073	00340
ГВС3	00438	00547

Митохондрии передаются детям от их матери и происходят от части митохондрий, которые оказываются в яйцеклетке в момент оплодотворения. Считается, что митохондрии сперматозоидов (вместе с отцовской мтДНК) деградируют после опродотворения. Доказательства наличия рекомбинации между отцовской и материнской мтДНК, произошедшие в результате передачи мтДНК от отца подробно разбираются и опровергаются в критическом обзоре [Bandelt et al., 2005a]. Ключевым вопросом для автора (и для филогенетических исследований с помощью мтДНК) является возможность рекомбинации мтДНК отца и матери. Главное, что придает H.-J. Bandelt уверенность в своей правоте – это отсутствие следов рекомбинации в общемировом родословном древе мтДНК (там же).

При возникновении мутаций в мтДНК может произойти постепенное замещение в составе пула мтДНК организма (и клеток зародышевого пути) исходного варианта мутантным. Процесс облегчается тем, что количество молекул мтДНК, которые передаются от матери к детям и, соответственно, определяют митохондриальный генотип будущего поколения, на определенных стадиях оогенеза редуцируется до относительно малого числа. Вероятность случайной фиксации мутантного варианта в этом случае значительно возрастает [Smith et al., 2003].

Митохондриальные маркеры используются в исследованиях человеческого генофонда из-за высокой скорости мутирования и отсутствия рекомбинации (методологически превращающего мтДНК в мультиаллельный локус, в котором можно восстановить порядок происхождения аллелей друг от друга). Это один из наиболее высокомутабильных ДНК-маркеров [Horai et al., 1995]. Для исследования мтДНК в отдельных случаях можно использовать полное секвенирование всех 16,5 тысяч

нуклеотидов [Loogvali et al., 2004; Tanaka et al., 2004; Behar et al., 2006]. Но задача популяционного исследования – десятков и сотен образцов – обычно требует лишь определения частот гаплогрупп мтДНК в обследуемых популяциях, поэтому достаточно лишь определить положение образцов на филогенетическом древе мтДНК [Helgason et al., 2000; Yao et al, 2002; Tambets et al., 2004].

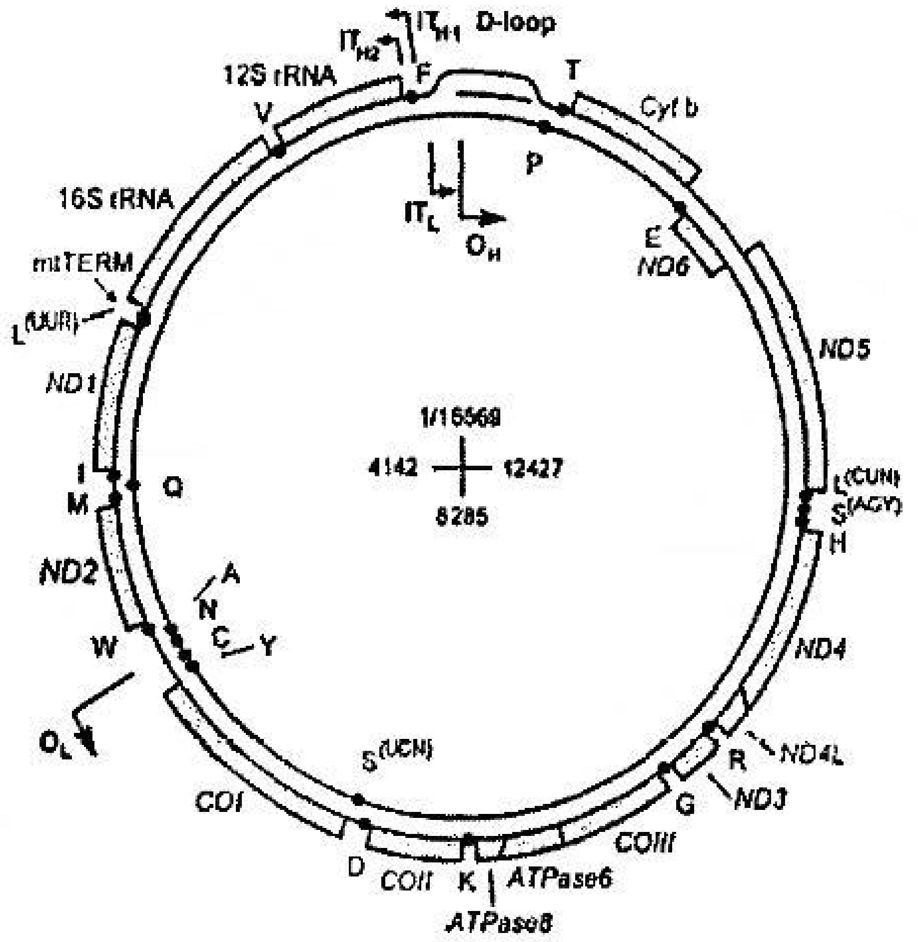

Рисунок 5. Общая схема мтДНК человека (по [Taanman, 1999]).

Обозначения: D-loop – D-петля. Внутреннее кольцо – L-цепь, внешнее – H-цепь. OH, OL – ориджины репликации тяжелой и легкой цепей. ITH1, ITH2, ITL – сайты инициации транскрипции тяжелой и легкой цепей. mtTERM – сайт посадки терминатора транскрипции. Отдельными латинскими буквами обозначены гены 22 тРНК (буква соответствует названию аминокислоты). 12S rRNA, 16S rRNA – гены рибосомальных РНК. CO – гены субъединиц цитохромоксидазы, ND – гены субъединиц NADH-дегидрогеназы, Cyt b – ген цитохрома b, ATPase – субъединицы АТФазы. Нумерация нуклеотидов идет по возрастающей против часовой стрелки. Первый нуклеотид расположен в D-петле.

Для этого сначала исследуют несколько маловариабельных позиций в кодирующем регионе мтДНК. Это позволяет отнести мтДНК к соответствующей гаплогруппе. Затем производится секвенирование ГВС1 (иногда дополнительно – ГВС2), чтобы определить положение образца внутри соответствующей гаплогруппы. Необходимость первого этапа – исследования маркеров кодирующего региона – обусловлена тем, что в ГВС1 и ГВС2 мтДНК в разных гаплогруппах иногда параллельно возникают одинаковые мутации, и не во всех мтДНК оказывается такой набор мутаций ГВС1, который сам по себе бы позволил однозначно отнести мтДНК к нужной гаплогруппе [Kivisild et al., 1999; Bermisheva et al., 2002; Kasperaviciute et al., 2004; Starikovskaya et al., 2005].

В последнее время появляется все больше работ, посвященных анализу палео-мтДНК (из костных останков, имеющихся в палеоантропологических и археологических коллекциях древностью от нескольких сотен до десятков тысяч лет), что еще больше расширяет спектр применения маркеров мтДНК [Adcock et al., 2001, Ovchinnikov and Goodwin 2001, Jehaes et al., 2001; Keyser-Tracqui et al., 2004; Vernesi et al., 2004]. Необходимость более строгого критического подхода к данным по палеоДНК подробно обсуждается в [Bandelt et al., 2005б].

1.3.3. Различия в полиморфизме мтДНК, Y хромосомы и аутосомных ДНК маркеров

Проблема различий в характере разнообразия разных типов генетических маркеров, прежде всего – маркеров NRY и мтДНК – обсуждалась в литературе неоднократно [Seielstads et al., 1998; Kittles et al., 1999; Jorde et al., 2000; Tambets et al., 2004; Wilder et al., 2004; Bosch et al., 2006]. Наиболее яркий пример таких различий представлен в работах [Carvajal-Carmona et al., 2000, 2003; Bedoya et al., 2006], посвященных генетической структуре метисных популяций Южной Америки (Колумбия). Показано, что около 94% Y хромосом – европейского происхождения 5% - африканского и лишь около 1% - индейского. При этом около 90% мтДНК – индейского происхождения, 8% - африканского, 2% - европейского. Аутосомы показывают промежуточный вариант: аутосомный генофонд изученных популяций на 79% европейский, на 6% африканский и на 16% - индейский. Как указывают авторы, причиной различий является специфический половой состав населения, иммигрировавшего из Старого Света, и характер его последующих взаимодействий с местным населением.

Еще одной причиной различий между характером разнообразия NRY и мтДНК, также связанной с неодинаковой миграцией населения, считается патрилокальность (обычай, когда жена переезжает жить к своему мужу), практикуемая у 70% современных культур [Jobling, Tyler-Smith, 2003]. В результате, бóльшая часть мужчин живет ближе, чем женщины, к месту своего рождения, что приводит к бóльшей локальной дифференциации Y хромосом, чем мтДНК [Seielstad et al., 1998; Kayser et al., 2001]. В матрилокальных сообществах была показана обратная картина [Oota et al., 2001].

1.4. Изученность популяций украинцев по разным типам генетических маркеров

<u>Изученность генофонда украинцев по маркерам NRY</u>

По частотам гаплогрупп NRY у украинцев представлены данные в [Semino et al., 2000] (N=50), [Rosser et al., 2000] (N=27) и [Kharkov et al., 2004] (N=94). Территориальное происхождение выборки дано только в последнем источнике: восточные украинцы, представляющие коренное население Восточной Украины (в основном, Харьковскую, Полтавскую, Черниговскую и Сумскую область). Данные публикаций представлены в главе 3.1.1 «Сопоставление украинских популяций по маркерам Y хромосомы».

Данные об отдельных гаплогруппах есть также в [Passarino et al., 2001] (о гаплогруппе R1a, частота которой оказалась 0.500; N=82), и в [DiGiacomo et al., 2004] (о гаплогрупеп J, где среди 6 украинцев ни одной хромосомы J обнаружено не было).

Автор [Semino et al., 2000] показывает на фоне общего европейского генного разнообразия генетическую близость по маркерам NRY с поляками, венграми, хорватами, чехами и македонцами. По генетическим данным автор предполагает, что территории современной Украины могла, наряду с Иберийским полуостровом, стать одним из двух источников репопуляции Европы после последнего ухода ледника (около 13000 лет назад).

В работе [Rosser et al., 2000] показано, что гаплогруппа R1a детектирует движение населения из Северного Причерноморья на запад и на юг. Авторы этой статьи и авторы работы [Kharkov et al., 2004] также связывают распространение гаплогруппы R1a с третьей главной компонентой изменчивости в работе [Cavalli-Sforza et al., 1994], связываемой авторами с движением населения курганной культуры из Северного Прикаспия 7000 лет назад. В работе [Kharkov et al., 2004] также выделяется компонент (около 25% гаплогрупп), связанный с более автохтонным населением территории, в то время как около 25% населения связаны с неолитическим движением населения из Юго-Западной Азии.

Данные об одной украинской популяции по микросателлитным маркерам NRY представлены в работе [Kravchenko et al., 2002] (всего 5 локусов). Но авторами не

проведен анализ данных об однонуклеотидных полиморфизмах, что не позволяет сопоставить данные этой статьи с нашими результатами.

Работа [Rebala et al., 2007] посвящена происхождению славян и локализует область происхождения части славян, включающей всех восточных, западных славян, а также словенцев и хорватов на территории современной Украины. В этой работе проведен анализ микросателлитов NRY в одной украинской популяции (хотя сами полученные данные не приводятся). В статье не указано, каково происхождение украинцев внутри их этнического ареала, но показана генетическая близость украинцев и южных белорусов.

Таким образом, в литературе не представлено данных об этнических подразделениях украинцев, кроме единственной выборки из работы [Kharkov et al., 2004], представляющей восточных украинцев.

Исследования украинского генофонда по маркерам мтДНК

МтДНК украинцев представлена в литературе чрезвычайно бедно: в работе [Derenko and Maliarchuk, 1996] исследованы 13 украинцев, данные о которых не позволяют выделить для них гаплогруппы. В работе [Maliarchuk et al., 2001] представлены данные о ГВС1 и полиморфизме кодирующей части мтДНК для 18 украинцев Магаданской области (Россия). В работе [Малярчук и др., 2002] представлены данные о 36 украинцах Магаданской области и украинцев, родившихся в Николаевской области и происходящих из разных частей Украины. По данным последней публикации невозможно отделить выборки магаданских и николаевских украинцев. По составу гаплогрупп в последних двух названных публикациях, можно предположить, что 18 украинцев из первой вошли в состав данных второй публикации. Глубина филогенетического разрешения (подробности типирования подразделений гаплогрупп) не высока (10 гаплогрупп в [Малярчук и др., 2002]).

Таким образом, выборка украинцев по мтДНК в литературе составляет 36 человек, часть из которых происходит с территории, находящейся за пределами исторического ареала украинцев. Эти данные не позволяют судить о генофонде этнических подразделений украинцев.

Глава 2.
Материалы и методы

В связи с отсутствием в литературе данных по частотам гаплогрупп NRY и мтДНК о генетическом разнообразии популяций в пределах украинского этноса, одной из основных задач настоящего исследования является изучение структуры украинского генофонда, его межпопуляционной изменчивости, различий между разными региональными группами украинцев[2]. Качество выполнения этой задачи в полной мере зависит от тщательности планирования популяционного обследования. Планирование подразумевает такой выбор групп населения для обследования, чтобы выборки, взятые в них, максимально представили реально существующее генное разнообразие в пределах этноса и при этом были достаточно многочисленны, чтобы обеспечить статистическую достоверность результатов. О предполагаемой величине генного разнообразия можно судить по трем параметрам: 1) по разнообразию выявляемых лингвистикой региональных групп украинцев (см. главу 1.2.3 «Лингвистическое членение украинского языка»); 2) по характеру общего историко-этнографического районирования (см. главу 1.2.1 «Историко-этнографическое районирование»); 3) по антропологическому разнообразию (см. главу 1.2.2 «Антропологические варианты украинцев»), которое, предположительно, ближе всего к разнообразию по генетическим маркерам.

[2] Под структурой генофонда в данном случае понимается характер генетического сходства локальных популяций в пределах этнического генофонда, отражающий систему их исторических и миграционных связей, обеспечивающую существование этнического генофонда как в той или иной мере единой системы

2.1. Планирование обследования украинского этноса

Для настоящей работы было запланировано исследование 400-500 индивидов по маркерам Y хромосомы и мтДНК, что предположило формирование около 4 выборок, поскольку для исследования однородительских маркеров выборка должна быть в два раза выше, чем для аутосомных, то есть желательно, чтобы выборка была не меньше 100 человек. При выборе популяций для обследования нами учитывалось их положение по отношению к большим транспортным магистралям и железным дорогам. Чтобы уменьшить влияние на популяцию дальних миграций другого населения, выбирались сельские населенные пункты, находящиеся от таких транспортных путей на расстоянии. К сожалению, в одной из выборок нам не удалось собрать более 56 мужчин (восточные украинцы), и результаты исследования по маркерам Y хромосомы для этой популяции получены лишь по 56 человекам. Возможность ошибки выборки учитывалась при последующей интерпретации результатов. Но общая выборка для восточных украинцев (и мужчины, и женщины) составляет 100 человек, что позволило представить репрезентативную выборку по мтДНК.

Одна из трех наиболее крупных групп антропологических типов украинцев, выделенная по данным Украинской Атропологической Экспедиции [Дяченко, 1965; *Дерябин, 2002б] (см. главу 1.2.2 «Антропологические варианты украинцев», рис. 3)* – прутский антропологический тип – сформировалась за пределами основного украинского этнического ареала при значительном влиянии популяций разных окружающих народов. Чтобы более подробно изучить другие группы украинцев, нами было решено не обследовать ареал этой группы антропологических типов.

Вторая группа объединяет **карпатский и закарпатско-верхнеднестровский антропологические типы** – население Предкарпатья и Карпат. Население Карпат достаточно разнообразно в этнографическом, лингвистическом, антропологическом плане. Исследование генетического разнообразия населения Карпат представляет собой отдельную научную проблему и предмет отдельного исследования. При невозможности охватить большое число локальных популяций, было решено, что эта группа антропологических типов будет представлена одной популяцией, частично состоящей из представителей закарпатско-верхнеднестровского (Предкарпатье), частично – карпатского антропологического типа. Таким образом, часть выборки была представлена коренными

жителями г. Стрый (южная часть Львовской области), другая часть – жителями г. Ивано-Франковск. В результате, как можно предполагать, такая выборка представляет основной спектр гаплогрупп мтДНК и Y хромосомы населения Предкарпатья и Карпат.

Третью группу антропологических типов, ареал которой занимает основную часть Украины, было решено представить наиболее полно – в виде трех выборок. Было решено не обследовать население украинского Полесья, поскольку, согласно данным антропологии, можно предполагать, что оно будет генетически близко населению запада Южной Белоруссии (белорусского Полесья), для которого имеются генетические данные по полиморфизму NRY и мтДНК [Behar et al., 2003; Балановский не опубл.] (см. рис. 3). Также было решено на данном этапе не обследовать население южной части Украины, поскольку оно сформировалось относительно недавно при смешении многих разнородных групп населения. Было решено наиболее полно представить в трех выборках разнообразие население ареала центральноукраинского антропологического типа (по В.Е. Дерябину) во всех его вариантах, как наиболее типичного для украинцев [Алексеева и Дяченко, 2000]. Центральноукраинский антропологический тип включает три больших историко-этнографических региона [Пономарев, 2000а].

Западный вариант центральноукраинского антропологического типа было решено представить населением северного Подолья, поскольку это один из древнейших историко-этнографических регионов украинского этноса. Была собрана выборка, окрестностей г. Староконстантинов.

Центральный вариант центральноукраинского антропологического типа был представлен населением историко-этнографического региона Среднего Поднепровья, ареал которого совпадает с ареалом Среднеподнепровского говора украинского языка. Для представления этого населения было решено обследовать население окрестностей г. Смела.

Чтобы представить **восточный вариант центральноукраинского антропологического типа** было решено собрать выборку в наиболее восточной его части, чтобы охватить наибольшее генетическое разнообразие. Было решено обследовать группы коренных украинцев Белгородской области. Это население сформировалось в контактной зоне с русским этносом, но сохраняет свои украинские корни и на уровне этнического самосознания, и на уровне языка.

2.2. Методы экспедиционного обследования

Спланированный нами сбор образцов ДНК у коренного населения был проведен под руководством Е.В. Балановской по единой схеме, полностью соответствующей выборкам, собранным коллективом Лаборатории популяционной генетики человека Медико-Генетического Научного Центра РАМН в других регионах и с соблюдением принятых этических норм. Обследование проводилось в выбранном для этого населенном пункте на базе медицинского или административного учреждения. Для обследования отбирались неродственные в трех поколениях лица, предки которых в течение трех поколений (т.е. включая бабушек и дедушек) происходят из обследуемого региона и принадлежат данной этнической группе. Избегалось обследование урбанизированных районов, для которых, как известно [Курбатова и др., 1997], характерно значительное воздействие миграций. Выборка, сформированная по вышеперечисленным принципам, исключает лиц, предки которых приехали в данный регион недавно, и исключает влияние недавних миграций. Если более далекие предки индивида пришли в данный регион из других областей и, соответственно, оставили в этом регионе потомство, то такая миграция считается генетически эффективной и отражает уже устоявшиеся миграционные потоки между регионами. Такие индивиды уже включаются в обследование. Поскольку генетическая близость популяций определяется накопившимся за длительное время эффектом таких миграций, крайне важно отделить эффективные миграции от произошедших одно или два поколения назад, и в отношении которых нельзя сказать, насколько они окажутся эффективны.

Информация о происхождении индивидов собиралась путем заполнения специальных анкет, в которых отражалось место рождения и этническая принадлежность самих добровольцев, их родителей, бабушек и дедушек. Образцы собирались у отобранных вышеописанным способом представителей коренного населения, добровольно желающих принять участие в обследовании при получении их письменного согласия (в случае недостижения лицом 18 лет – при получении письменного согласия одного из родителей). Образцы собирались в виде проб венозной крови с помощью системы вакуумных пробирок Vacuette. Для непосредственного взятия крови привлекался местный медицинский персонал. 1 мл собранной крови каждого образца переносился на впитывающую бумагу, соответственно этикетированную, высушивался и в виде «сухого образца крови» поступал в резервную коллекцию. Остальная часть крови была заморожена при -20°С для транспортировки до места выделения ДНК.

2.3. Материалы, собранные в ходе экспедиционных обследований

Спланированный нами сбор образцов ДНК у коренного населения был проведен под руководством Е.В. Балановской по единой вышеописанной схеме. На местах сбор образцов осуществлялся силами двух исследовательских групп: на Украине популяции обследованы М.Л. Ищуком (под руководством дбн проф. Л.А. Атраментовой в 2002 году), а в Белгородской области Российской Федерации под руководством д.б.н. проф. М.И. Чурносова. Всего в ходе экспедиций было собрано 515 представителей коренного населения.

В табл. 3 представлены данные о выборках, собранных в экспедициях.

Анализ анкет, собранных в экспедиции

Нами был проведен тщательный анализ анкет, полученных в экспедиции и описывающих происхождение каждого индивида. Каждый индивид, который сам происходит, а также родители, бабушки и дедушки которого происходят из определенной области, был отнесен к одной из выборок, соответствующих четырем выбранным нами регионам. Различия в численностях между табл. 3 и 4 связаны с тем, что некоторые индивиды (в общей сложности – 25 человек), образцы от которых были собраны в одной из шести обследованных локальностей, происходили из других областей Украины. Эти индивиды были отнесены к тем выборкам, к которым по данным антропологии, лингвистики и по данным об историко-этнографическом районировании население соответствующих областей ближе. Полученные таким образом четыре выборки вошли в последующий анализ. Их состав приведен в табл. 4.

Разная численность выборок для анализа по мтДНК и NRY объясняется тем, что мтДНК анализировалась и для мужчин, и для женщин, а маркеры NRY – только для мужчин. Кроме того, в виде исключения при исследовании по маркерам Y хромосомы в выборку восточных украинцев (из-за малочисленности в ней мужчин) были добавлены три индивида, происходящие из восточной части Украины только по отцовской линии (их деды по отцовской линии родились в Грайворонском районе Белгородской области, в Сумской и Донецкой области). Поскольку их данные не вошли в анализ мтДНК, выборка по мтДНК уменьшилась на 3 и стала равна 512 человекам. В процессе последующего

РОССИЙСКАЯ

генотипирования по маркерам NRY не удалось генотипировать трех индивидов из восточной, днепровской и западной выборках, а по маркерам мтДНК – одного индивида из днепровской популяции. Численности этих выборок соответственно уменьшены в главе 3 «Результаты и обсуждение».

Таблица 3

Украинские популяции, обследованные в ходе экспедиций

ВЫБОРКА УКРАИНЦЕВ	ОБЛАСТЬ	РАЙОН	НАСЕЛЕННЫЙ ПУНКТ	N	МУЖЧИН
Восточные	Белгородская (Россия)	Грайворонский	с.Грайворон	48	20
		Красногвардейский	с.Красногвардейское	45	34
		Всего восточных		**93**	**54**
Днепровские	Черкасская (Украина)	Смелянский	г.Смела	**160**	**97**
Подольские	Хмельницкая (Украина)	Старо-константиновский	г.Староконстантинов	**125**	**125**
Западные	Львовская (Украина)	Стрыйский	г.Стрый	99	99
	Ивано-Франсковская (Украина)	Ивано-Франковский	г.Ивано-Франковск	38	38
	Всего западных			**137**	**137**
ВСЕГО				**515**	**413**

Примечание: в первом столбце даны названия, которые будут использоваться в настоящей работе для обозначения соответствующих выборок.

На картах представлено происхождение обследуемых индивидов по маркерам NRY (рис. 6) и мтДНК (рис. 7). Индивиды, которых не удалось генотипировать (3 человека по маркерам NRY и один – по мтДНК) на рисунках не отображены. Цветами обозначено отнесение индивидов к той или иной выборке.

Таблица 4

Происхождение обследованных украинцев и соответствующие выборки по мтДНК (материнская линия) и Y хромосоме (отцовская линия)

	Выборка по маркерам мтДНК	Выборка по маркерам NRY
Восточные украинцы	**90**	**57**
Белгородская обл (Грайворонский р-н)	41	19
Белгородская обл (Красногвардейский р-н)	41	32
Сумская область	5	3
Харьковская область	3	2
Донецкая область	-	1
Днепровские украинцы	**161**	**97**
Черкасская область	155	94
Полтавская область	2	1
Днепропетровская область	1	1
Киевская область	1	-
Кировоградская область	2	1
Подольские украинцы	**128**	**128**
Хмельницкая область	118	118
Тернопольская область	9	9
Винницкая область	1	1
Западные украинцы	**133**	**131**
Львовская область (Стрыйский район)	97	95
Ивано-Франковск	35	36
Закарпатская область	1	-
ВСЕГО	**512**[1]	**413**[1]

Примечания:

[1] Во время генотипирования не удалось определить генотип одного образца по мтДНК и трех образцов по маркерам Y хромосомы. В связи с этим, в главе 3 «Результаты и обсуждение» выборки по этим маркерам уменьшены на 1 и на 3 образца, соответственно.

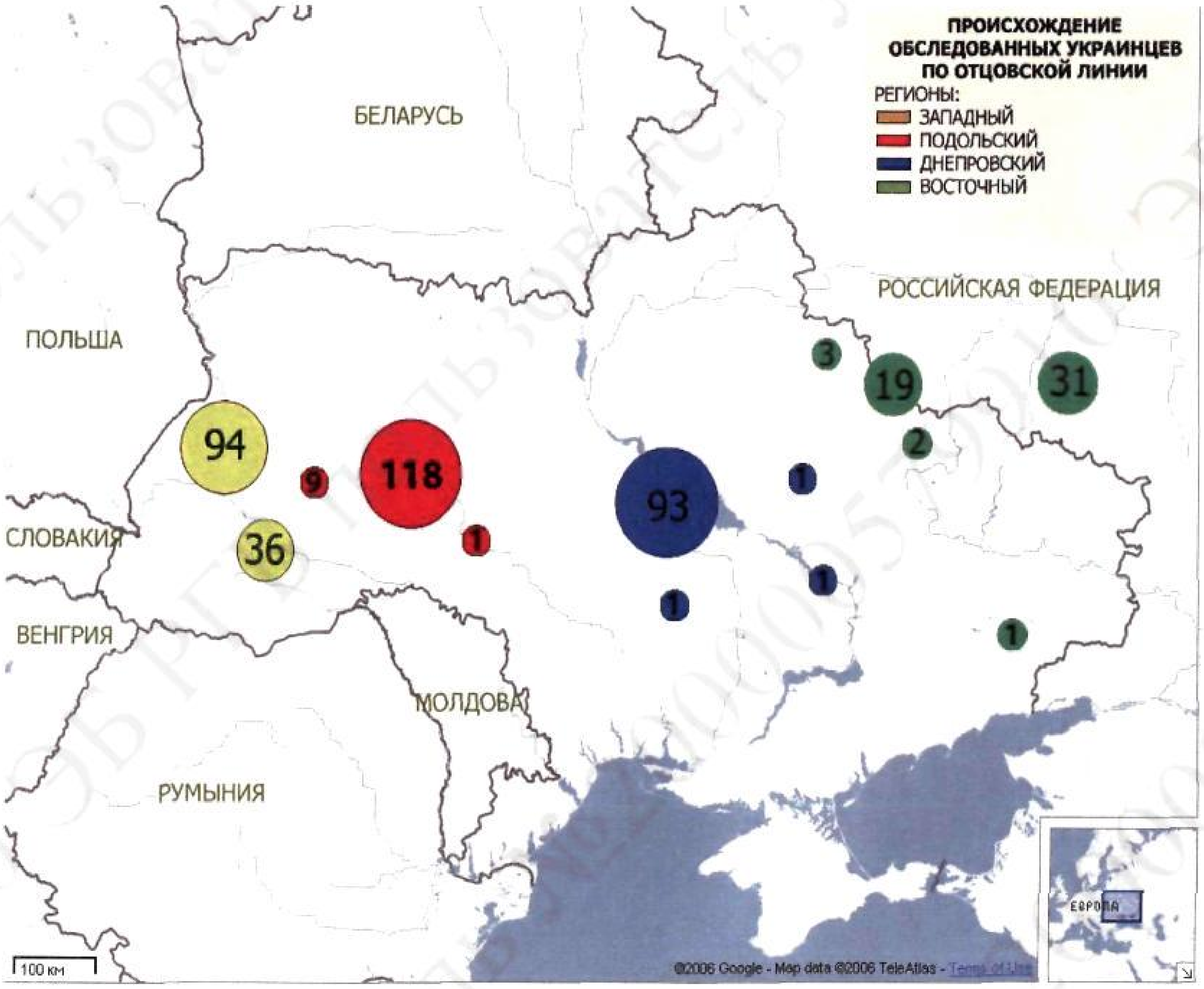

Рисунок 6. Происхождение обследованных индивидов по отцовской линии: западное, подольское, днепровское и восточное

Примечание:
Числа внутри каждого круга и площадь кругов обозначают количество обследованных. Цвета соответствуют отнесению индивидов к одной из четырех анализируемых выборок.

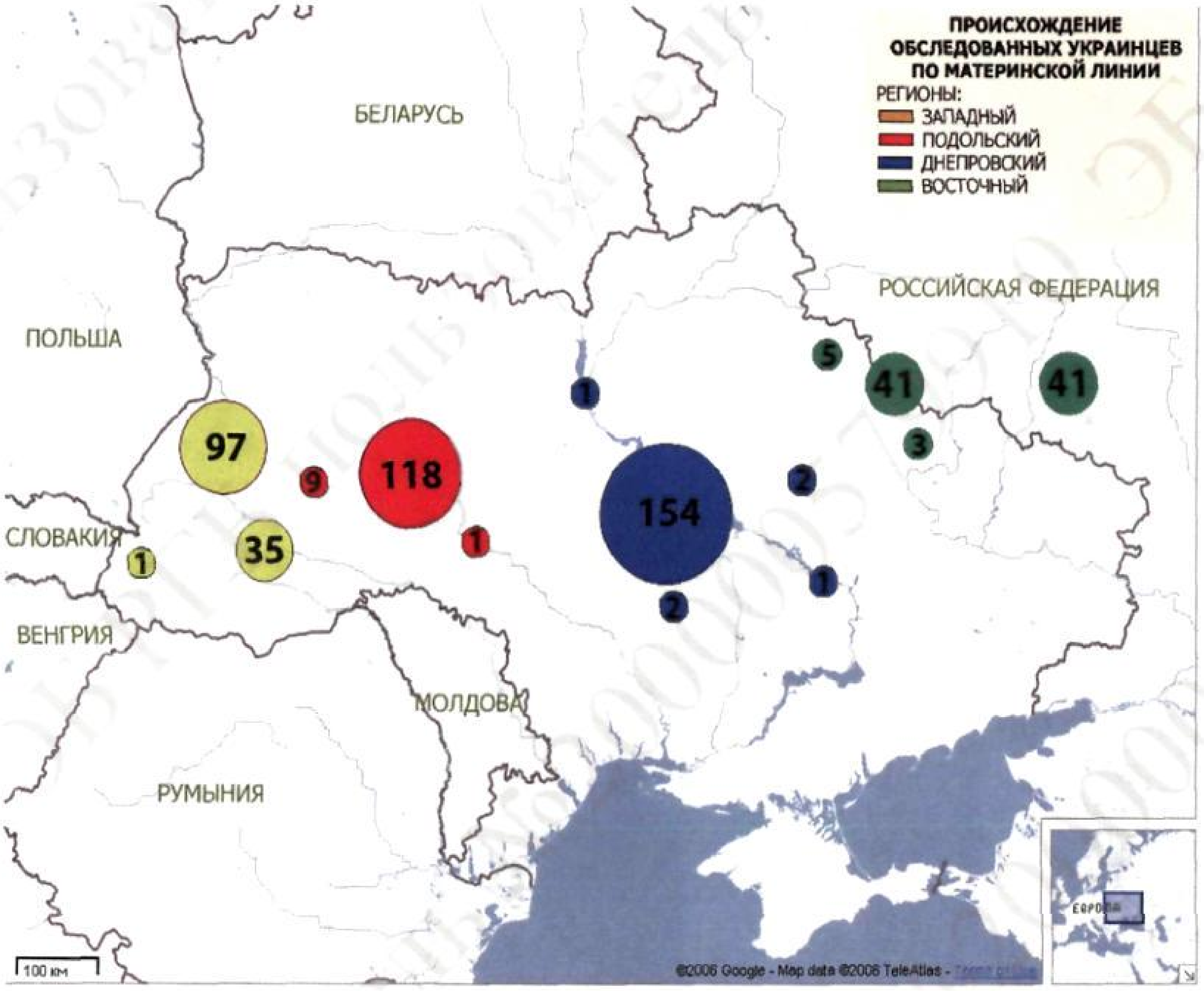

Рисунок 7. Происхождение обследованных индивидов по материнской линии: западное, подольское, днепровское и восточное

Примечание:
Числа внутри каждого круга и площадь кругов обозначают количество обследованных. Цвета соответствуют отнесению индивидов к одной из четырех анализируемых выборок.

2.4. Методы молекулярно-генетического анализа

Выделение ДНК

Для основной части украинцев ДНК была выделена нами из жидкой крови солевым методом на базе Института иммунологии МЗ РФ, а для восточных украинцев – фенольным методом сотрудниками БелГУ, как это описано в [Powell and Gannon, 2002].

Генотипирование образцов

Генотипирование образцов было проведено нами в Эстонском Биоцентре под руководством к.б.н. О.П. Балановского и акад. Р. Виллемса (Эстонский биоцентр, г. Тарту, Эстония).

Анализ полиморфизмов NRY

Для определения частот гаплогрупп NRY [Y Chromosome Consortium, 2002] у исследуемых образцов были изучены маркеры, представленные в табл. 5.

Таблица 5

Маркеры NRY, генотипированные у исследованных образцов, и используемые методы детекции аллелей

Тип полиморфизмов	Метод детекции	Число маркеров данного типа	Название маркеров
Однонуклеотидные полиморфизмы	ПДРФ	28	12f2, 92R7, M123, M124, M130, M170, M172, M173, M20, M201, M207, M223, M231, M242, M253, M26, M269, M35, M70, M78, M89, M9, P15, P37, P43, SRY1532, SRY8299, TAT
	секвенирование	9	M48, PN2, M67, M217, M267, M52, M81, M33, M2
Инсерционно-делеционные полиморфизмы	разделение в агарозном геле	1	YAP
	секвенирование	3	M73, M128, M175

Типирование маркеров проводилось в рекомендуемом [Y Chromosome Consortium, 2002] иерархическом порядке, при котором все образцы исследуются по одному маркеру (в данном случае – M9), а затем, в зависимости от результата – по следующему (для тех, у

кого M9 – G, исследуется маркер SRY1532; для тех, у кого M9 – C, исследуется маркер M170) и т.д. [Rootsi et al., 2004b; Bosch et al. 2006 и др].

Анализ полиморфизма мтДНК

Для определения гаплогрупп мтДНК нами был проведен анализ некоторых сайтов, полиморфных по длине рестрикционных фрагментов (ПДРФ), а также секвенирование участка D-петли мтДНК ГВС I (с 16024 по 16400 позицию, нумерация по [Andrews et al., 1999]). Для точного определения гаплогруппы потребовался анализ 24 различных маркеров рестрикционного полиморфизма (00073 Alw44I, 1719 DdeI, 3010 Bsh1236I, 4577 NlaIII, 4646 RSA I, 4769 AluI, 4830 Bsp143 II, 5176 AluI, 5417 TasI, 5656 NheI, 7025 AluI, 8249 Eco47I, 8994 BsuRI, 9052 Bsp143II, 10032 AluI, 10397 AluI, 10873 MnlI, 12308 HinfI, 12704 MboII, 13366 BamHI, 13704 MvaI, 14465 Bst1 107I, 14766 TruII, 15904 TruII). В отдельных случая для точного генотипирования некоторых образцов из всех трех выборок нами дополнительно были секвенированы участки ГВС II.

Амплификация фрагментов ДНК в анализе маркеров NRY и мтДНК

Для постановки реакций выделенная ДНК разводилась до концентрации 0.01 мкг/мкл. Участок ДНК, анализирующийся затем путем секвенирования или рестрикционного анализа (как для мтДНК, так и для NRY), амплифицировался нами на амплификаторе Eppendorf с горячей крышкой. Для каждого сайта рестрикционного анализа мтДНК и рестрикционного анализа, секвенирования или анализа длины амплифицируемого фрагмента Y хромосомы использовалась своя пара праймеров [Maca-Meyer et al., 2001; Underhill et al., 2000, 2001; Hammer et al., 2001; Herrnstadt et al., 2002; Kivisild et al., 2002; Kong et al., 2003; Maca-Meyer et al., 2003a, 2003б; Behar et al., 2004; Kivisild et al., 2004; Loogvali et al., 2004; Cinnioglu et al., 2004; Cruciani et al., 2004; Maliarchuk et al., 2004; Quintana-Murci et al, 2004; Rootsi et al., 2004; Tambets et al.,2004; Maliarchuk et al., 2006]. Праймеры для амплификации с целью последующего секвенирования ГВС 1 мтДНК приведены в приложении 1. Для ГВС 1 всегда использовался один и тот же обратный праймер. Два прямых праймера брались в амплификацию попеременно, поскольку некоторые варианты в полиморфных сайтах препятствуют нормальной посадке одного или другого из праймеров при ПЦР.

Амплификация проводилась нами в стрипованных пробирках фирмы Eppendorf на 500 мкл в 10 мкл объеме для мтДНК и 15 мкл для NRY. Для амплификации использовалась полимераза FirePolymerase (Amersham). В табл. 6 представлены

компоненты амплификационной смеси для одного образца в рестрикционном анализе мтДНК.

Таблица 6

Состав амплификационной смеси на одну пробу в рестрикционном анализе мтДНК

Компонент смеси	Количество (мкл)
Буфер B, 10×	1
раствор 0.25 M $MgCl_2$	1
dNTP	0.1
праймеры	по 0.2
полимераза	0.1
mq вода	6.4
проба ДНК	1
ИТОГ	**10**

При рестрикционном анализе или анализе полиморфизма длины амплифицируемого фрагмента NRY, а также при подготовке к секвенированию смесь для одного образца имела состав, представленный в табл. 7.

Таблица 7

Состав амплификационной смеси на одну пробу в рестрикционном анализе или анализе полиморфизма длины амплифицируемого фрагмента маркеров NRY

Компонент смеси	Количество (мкл)
Буфер B, 10×	1.5
раствор 0.25 M $MgCl_2$	1.5
dNTP	0.15
праймеры	по 0.3
полимераза	0.12
mq вода	10.13
проба ДНК	1
ИТОГ	**15**

В приложении 2 приведена программа термоциклирования реакционной смеси ПЦР-реакции для амплификации анализируемых фрагментов.

Длительность циклов и температура отжига зависели от ожидаемой длины продукта амплификации (от 70 до 700 н.п.) и от свойств праймеров.

Рестрикционный анализ амплифицированного участка мтДНК

Для рестрикционного анализа маркеров NRY и мтДНК нами использовались эндонуклеазы рестрикции, представленные в табл. 8. В продукт амплификации добавлялась эндонуклеаза рестрикции. Реакция рестрикции проводилась по протоколу, рекомендованному фирмой-производителем в 16.5 мкл объеме смеси.

Таблица 8

Эндонуклеазы рестрикции, использовавшиеся в анализе маркеров NRY и мтДНК

Тип маркеров	Эндонуклеазы рестрикции	Фирма-производитель
NRY	Bse LI, Bse NI, Bsr BI, Dra III, Hind III, Hinf I, Mnl I, Mva I, Nla III, Taa I, Taq 1	Fermentas, New England Biolabs
мтДНК	AluI, Alw44I, BamHI, Bsh1236I, Bsp143II, Bst1 107I, BsuRI, DdeI, Eco47I, HincII, HinfI , MboII, MnlI, MvaI, NheI, NlaIII, RSA I, TasI, Tru1I	

Анализ результатов исследования рестрикционного полиморфизма и полиморфизма длины амплифицируемого фрагмента

Анализ результатов рестрикции поводился нами методом электрофореза в 2% агарозном геле с 0.5 М трис-боратным буфером с бромистым этидием. На дорожку геля наносилось 2-10 мкл амплификата (в рестрикционном анализе – амплификата, подвергнутого рестрикции). Затем гель с продуктом фотографировался в ультрафиолетовом свете. Детектирование вариантов полиморфизма проводилось нами вручную путем анализа подвижности фрагментов ДНК на полученных фотографиях

Очистка ДНК от одноцепочечных фрагментов перед секвенированием

Полученный после амплификации продукт ПЦР реакции очищалась нами от одноцепочечных фрагментов ДНК с помощью экзонуклеазы рестрикции Exo I в буфере SAP. Для этого в каждую пробу амплификата добавлялось по 0.1 мкл Exo I и 0.9 мкл SAP. Амплификат помещался в тепмостат на 37°С на 15 минут, после чего при 80°С в течение получаса Exo I денатурировался.

Полимеразная цепная реакция с одним праймером для получения сиквенса

Для получения смеси меченых цветовой меткой олигонуклеотидов разной длины, необходимой для секвенирования, мы готовили смесь в соответствии с указанными в табл. 9 пропорциями. Праймер для секвенирования ГВС выбирался из списка, приведенного в приложении 3.

Таблица 9

Состав смеси для секвенирования одной пробы

Компонент смеси	Количество (мкл)
Очищенный продукт ПЦР реакции	5
Праймер (10pm) для секвенирования	0.5
mq вода	0.5
буфера 2.5×	2.5
DYE-terminator kit (Amersham)	1

Примечание: состав 1000 мкл буфера 2.5×: 250 мкл 10× буфера B, 100 мкл 0.25 M $MgCl_2$, 650 мкл mq воды.

Затем смесь помещалась в амплификатор. Выбор праймера зависел от возможности качественной посадки на соответствующую мтДНК (оцениваемой эмпирически в случае неудачного прохождения первой попытки секвенирования) и от интересующего нас участка ГВС1, если не удавалось провести секвенирование нужного участка с первого раза. Профиль термоциклирования для проведения секвенирования приведен в приложении 4. После завершения цикла ДНК отмывалась нами от амплификационной смеси.

Отмывка ДНК от амплификационной смеси

1. В полученную смесь добавлялось по 2 мкл декстрана на пробу и 50 мкл охлажденного 96° этанола.
2. Смесь ставилась на – 20°C на 25 минут. Затем она центрифугировалась при 13 000 оборотах на центрифуге Eppendorf в течение 18 минут.
3. Супернатант удалялся водоструйным насосом. Затем в каждую пробу добавлялось по 200 мкл 70° этанола, смесь опять центрифугировалась на 13 000 оборотах 5 минут.
4. Повторялся пункт 3.
5. Супернатант удалялся. Образцы ставились в термостат на 37°C на 20 минут с открытой крышкой для испарения оставшегося этанола.

6. В каждую пробу добавлялось по 10 мкл специального раствора DYE sequencing solution, рекомендованного производителем секвенатора.

В таком виде образцы поступали к специалисту, управляющему автоматическим секвенатором.

Анализ участков амплифицированной ДНК с помощью секвенирования

Автоматическое считывание последовательности нуклеотидов было проведено на автоматическом секвенаторе Megabase специалистом Эстонского Биоцентра.

Анализ полученных данных

Полученные хроматограммы анализировались нами с помощью программы GCG package, programme SEQLAB. Анализ состоял в рекомендованной [Bandelt et al., 2002] практике просмотра просмотре автоматически распознанных секвенатором нуклеотидов и сравнении их последовательности с диаграммой интенсивности свечения цветных меток ддНТФ и исправление ошибок автоматического распознавания.

Форма записи результатов

Форма записи результатов анализа рестрикционного полиморфизма

Результат рестрикционного анализа для мтДНК записывался в виде номера позиции (по [Anderson et al., 1981]), в которой может происходить рестрикция, затем – названия рестриктазы и знака «+», если рестрикция у образца прошла или «–», если не прошла. Например, запись «7025 AluI-» значит, что у данного образца в позиции 7025 сайт рестрикции рестриктазой AluI отсутствует.

Для полиморфизма маркеров NRY форма записи такова: вместо номера позиции используется название полиморфного маркера. После названия маркера ставится нуклеотид, который в этом сайте находится. Например, M89C обозначает, что, судя по результатам рестрикции, в сайте M89 находится не T, а C.

Форма записи первичной структуры ДНК после секвенирования

Чтобы не выписывать последовательность более чем 350 нуклеотидов для каждого образца результаты секвенирования записывались, как это принято, в сокращенном виде. Записывались только позиции, в которых находились нуклеотиды, отличные от таковых в т.н. «кэмбриджской», или «андерсоновской последовательности» [Anderson et al., 1981] – первой опубликованной полной последовательности мтДНК человека. МтДНК этого же человека [Anderson et al., 1981] была повторно прочтена для перепроверки в 1999 году [Andrews, 1999]. В последовательности [Anderson et al., 1981] были найдены ошибки,

которые были исправлены. Некоторые авторы сейчас выписывают мутации, отклоняющиеся от исходной последовательности (CRS), а некоторые – отклонения от этой исправленной последовательности (rCRS), что порождает некоторую путаницу. Но различий между CRS и rCRS в областях и отдельных позициях, которые нами здесь исследованы, не обнаружено.

Транзиции (замена пиримидинового основания на другое пиримидиновое или пуринового на пуриновое) записываются только в виде номера позиции. Трансверсии (замены пиримидинового основания на пуриновое или наоборот) включают запись нуклеотида, на который был «заменен» исходный. Например, замена 00072T на C записывается как 00072, а замена того же основания на A или G записывается как 00072A или, соответственно, 00072G (иногда используют более полные записи 00072TA, 00072TG, включающие исходный «кэмбриджский» нуклеотид). Инсерции записываются так: если, например, после позиции 16184 происходит инсерция одного нуклеотида C, то запись выглядит так: 16184.1C. Запись 16184.2A обозначает вставку после 16184 позиции двух адениновых оснований. Делеция записывается так: 16188del (или 16188d). Это значит, что нуклеотид в позиции 16188 делетирован. Распространенная специально оговариваемая форма записи мутаций в ГВС I – запись только последних трех цифр вместо пяти (поскольку первые две всегда – «16»). Например, вместо записи 16114A-16192-16256-16270 часто можно встретить запись типа 114A-192-256-270. Если в исследованной области нет отличий от «кембриджской последовательности», общепринято писать «CRS» – Cambridge relative sequence.

2.5. Составление баз данных по полиморфизму Y хромосомы мтДНК и аутосомных ДНК маркеров

Основой проведенного нами анализа генетической изменчивости является сопоставление данных о генетическом полиморфизме украинских популяций и разных народов Европы и Малой Азии. Основой для такого сравнения стал сбор литературных данных об этих популяциях и представление данных разных литературных источников. Большое разнообразие наборов маркеров для исследования мтДНК и, в особенности, NRY (ср., например, [Richards et al., 2000; Semino et al., 2000; Underhill et al., 2000] и [Cinnioglu et al., 2004; Loogvali et al., 2004; Bosch et al., 2006]), привело к необходимости сопоставления данных разных авторов и приведения записей о частотах гаплогрупп этих маркеров к единым стандартам.

Номенклатура гаплогрупп NRY и мтДНК

Общепринятые обозначения гаплогрупп NRY и мтДНК [Y chromosome consortium 2002; Herrnstadt et al., 2002; Kivisild et al., 2003] состоят из чередующихся букв и цифр, которые обозначают определенные ветви филогенетического древа (см. главу 1.3 «Генетические маркеры в популяционных исследованиях»). Например, гаплогруппа мтДНК U подразделяется на U1, U2, U3, U4, U5 и т.д. U5 подразделяется, в свою очередь, на U5a и U5b. Последняя подразделяется на U5b1, U5b2 и т.д. Иногда есть исключения из этой схемы, например, гаплогруппа мтДНК K, входящая в U8. На филогенетическом древе гаплогрупп NRY эта ситуация еще более типична: гаплогруппа F делится на G, H, I, J и K.

Существует общепринятый способ обозначения «парагрупп» (см., напр., [Bosch et al., 2006]). Парагруппа – это такая гаплогруппа, которая включает не все ее подварианты: например, гаплогруппа NRY F без включения I и K. Она обозначается как F(xI,K). Частота такой парагруппы является генетическим признаком популяции, который можно использовать для межпопуляционного сравнения.

В сконструированных нами базах данных используется описанная система обозначений.

Базы данных о полиморфизме NRY и мтДНК в картографическом анализе

В настоящей работе проведен картографический анализ с помощью карты генетических расстояний от украинцев по маркерам NRY и по маркерам мтДНК (описание метода – в главе 2.6). Для картографирования необходимо было привлечь две базы данных, одна из которых включает информацию о частоте гаплогрупп NRY, другая – о частоте гаплогрупп мтДНК в популяциях Европы. База данных о разнообразии NRY организована, заполнена данными и унифицирована автором. В качестве базы данных о разнообразии мтДНК используется оригинальная база данных [Zaporozhchenko, Murka Mitochondrial Database and Integrated Software], в которой данные о происхождении индивидов, их возможной степени родства, географически координаты обследованных популяций, языковая принадлежность популяций обработаны и внесены в базу данных нами, а данные о гаплотипах мтДНК, частотах гаплогрупп мтДНК и численностях популяций собраны и обработаны В.В. Запорожченко. Полный список литературных ссылок, данные которых используются при картографировании по маркерам NRY и мтДНК, приводится на сервере www.genofond.ru в разделе «базы данных».

Гаплогруппы NRY и мтДНК при картографировании

Карта генетических расстояний по маркерам NRY в Европе построена путем синтеза карт (см. главу 2.6) распределения частот наиболее частых у украинцев (более 3%) гаплогрупп: E3b, I1a, I1b, J2, R1a, R1b, и N в ее двух вариантах: N2, N3, которые в сумме составляют 95.3% гаплогрупп у украинцев. Для каждой гаплогруппы использованы в среднем данные о 110 популяциях Европы.

Карта расстояний по мтДНК построена путем синтеза карт распределения частот гаплогрупп, встречающихся у украинцев с частотой более 2.5% (за исключением HV карта которой не используется: частота этой гаплогруппы неопределима во многих популяциях Европы, т.к. в них не проводился рестрикционный анализ). Это гаплогруппы H, J, K, T, U4, U5a, U5b, V и W. Также были использованы карты еще двух гаплогрупп с частотой более 1% – U2e и X, поскольку по их частотам население Европы достаточно разнообразно, и поэтому целесообразно включить эти две гаплогруппы в построение синтетической карты. Всего указанные 11 гаплогрупп в сумме у украинцев составляют 88.0%. Для каждой гаплогруппы использованы в среднем данные о 120 популяциях Европы.

Таблица 10

«Основной» и «малый» наборы популяций для сравнения однородительских и аутосомных маркеров на четырех уровнях иерархии популяций

«ОСНОВНОЙ» (изучены NRY и мтДНК) и «МАЛЫЙ» (изучены все три типа маркеров) наборы популяций на четырех уровнях иерархии	Число популяций	Число индивидов		
		NRY	мтДНК	аутосомные маркеры
УКРАИНЦЫ (сравнение внутри этноса)				
Малый набор: восточные, центральные, западные	**3**	410	511	293
Основной набор: восточные, днепровские, подольские, западные	**4**	410	511	-
ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ (сравнение трех этносов)				
Малый набор украинцы (восточные, центральные, западные); белорусы (северные, южные); русские (западные, северо-западные, северные, кубанские казаки)	**9**	1744	1479	1457
Основной набор: украинцы (восточные, днепровские, подольские, западные); белорусы (северные, южные), русские (южные, западные, северо-западные, северные, кубанские казаки)	**11**	2134	1703	-
СЛАВЯНЕ (сравнение языковых подгрупп)				
Малый набор: ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ: украинцы (восточные, центральные, западные); белорусы (северные, южные); русские (западные, северо-западные, северные, кубанские казаки); ЮЖНЫЕ СЛАВЯНЕ [а].	**10**	2876	2268	1686
Основной набор: ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ: украинцы (восточные, днепровские, подольские, западные); белорусы (северные, южные), русские (южные, западные, северо-западные, северные, кубанские казаки); ЗАПАДНЫЕ СЛАВЯНЕ: поляки, словаки, чехи; ЮЖНЫЕ СЛАВЯНЕ: болгары, боснийцы, сербы, словенцы, хорваты	**19**	4847	3177	-
ЕВРОПА				
Малый набор: ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ: украинцы (восточные, центральные, западные); белорусы (северные, южные); русские (западные, северо-западные, северные, кубанские казаки); ЮЖНЫЕ СЛАВЯНЕ [а]; ДРУГИЕ НАРОДЫ: абхазо-адыгские[б] народы, албанцы, баски, греки, испанцы, румыны, татары, турки, финноязычные народы Поволжья[в], французы	**20**	5607	4823	10232
Основной набор: ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ: украинцы (восточные, днепровские, подольские, западные); белорусы (северные, южные), русские (южные, западные, северо-западные, северные, кубанские казаки); ЗАПАДНЫЕ СЛАВЯНЕ: поляки, словаки, чехи; ЮЖНЫЕ СЛАВЯНЕ: болгары, боснийцы, сербы, словенцы, хорваты; ДРУГИЕ НАРОДЫ: абхазо-адыгские народы[б], албанцы, англичане, баски, венгры, греки, кельтоязычные народы, испанцы, итальянцы, латыши, немцы, норвежцы, румыны, татары, турки, финноязычные народы Поволжья[в], финны, французы, чуваши, эстонцы	**39**	11981	9854	-

Примечания: некоторые популяции в таблице получены объединением данных о нескольких популяциях, а частоты гаплогрупп для них получены невзвешенным усреднением частот в объединяемых популяциях:

[а] южные славяне в «малом» наборе для NRY и мтДНК объединяют болгаров, боснийцев, сербов, словенцев и хорватов, а для аутосомных маркеров – болгаров и македонцев. Объединение южных славян произведено из-за отсутствия полных данных для аутосомных маркеров по отдельным южнославянским популяциям.

[б] абхазо-адыгские народы включают: по маркерам NRY – кабардинцев, по мтДНК – адыгов и кабардинцев, по аутосомным маркерам – абазинов, абхазов, адыгов, кабардинцев, черкесов.

[в] финноязычные народы Поволжья объединяют: по NRY – коми, марийцев, удмуртов; по мтДНК - коми пермяков, коми зырян, марийцев, мордву, удмуртов; по аутосомным маркерам – коми, марийцев, мордву, удмуртов.

Базы данных о полиморфизме NRY, мтДНК и аутосомных маркеров, используемые при сравнении разных типов ДНК маркеров (к главе 3.4.1 «Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров»)

Для сравнения однородительских маркеров (NRY и мтДНК) среди имеющихся массивов данных о Европе были найдены такие 39 популяций (табл. 10) для которых есть данные по обоим типам маркеров (далее – «основной» набор популяций). К сожалению, не для всех из этих 39 популяций есть данные об аутосомных ДНК маркерах. Поэтому при сравнении NRY, мтДНК и аутосомных маркеров мы использовали данные лишь о 20 популяциях (табл. 10), изученных по всем трем типам маркеров («малый» набор популяций). Таким образом, на каждом уровне иерархии популяций сравнение типов маркеров проводили дважды: по «основному» набору популяций (изученных по обоим типам однородительских маркеров – NRY, мтДНК); по «малому» набору популяций (изученных по трем типам маркеров – NRY, мтДНК, аутосомным). Список литературных источников для трех типов маркеров приводится ниже (по NRY – в табл. 11, по мтДНК – в табл. 12, по аутосомным маркерам – в табл. 13).

Для межпопуляционных сравнений не брались данные о русских популяциях из [Maliarchuk et al., 2004], поскольку в данных статьи частота гаплогруппы BR(xC,DE,F) достигает в некоторых русских популяциях даже 10.3%. Между тем, гаплогруппа BR(xC,DE,F) представляет из себя гаплогруппы A и B, распространенные почти исключительно в Африке [Jobling and Tyler-Smith, 2003]. Несообразность этих данных заставила нас отказаться от привлечения для сравнения этих, в отношении региона происхождения, важных данных.

Базы данных о полиморфизме Y хромосомы и мтДНК в кластерном анализе (к главам 3.1.2 и 3.2.2)

В анализ по маркерам NRY вовлечены те же 39 популяций Европы (табл. 10, «основной» набор для Европы), но дополнительно привлечены данные о литовцах, сорбах, македонцах и населении Герцеговины для уточнения сходства украинцев с балтоязычным и западно- и южнославянским населением, а также о бельгийцах и аромунах для большей представленности в анализе населения западной и южной Европы (итого, по маркерам NRY анализируется сходство 46 популяций). В кластерный анализ по мтДНК вовлечены 39 популяций Европы, соответствующие «основному» набору для Европы (табл. 10), а также данные об аромунах (итого 40 популяций). Для кластерного анализа по аутосомным маркерам использованы данные о популяциях «малого» набора в Европе (табл. 10).

Список литературных источников для маркеров NRY приводится в табл. 11, для мтДНК – в табл. 12. Частоты гаплогрупп NRY и мтДНК в этих популяциях приводятся на www.genofond.ru в разделе «базы данных».

Таблица 11

Популяции, для которых проведен кластерный анализ по частотам гаплогрупп NRY (всего 12 624 человека)

НАРОД	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	ВЫБОРКА	ЛИТЕРАТУРНАЯ ССЫЛКА
албанцы	албанцы	222	Semino 2000, Cruciani 2004, Di Giacomo 2004, Pericic 2005, Bosch 2006
англичане	англичане	172	Rosser 2000
баски	баски	93	Rosser 2000, Semino 2000
аромуны	аромуны	208	Bosch 2006
белорусы	Северные белорусы (Витебская обл.)	100	Балановский неопубл.
белорусы	южные белорусы (Бобруйский р-н, Гомельская обл., Брестская обл.)	342	Behar 2003, Балановский неопубл.
болгары	болгары	179	Rosser 2000, Cruciani 2004, Di Giacomo 2004
бельгийцы	бельгийцы	92	Rosser 2000
боснийцы	боснийцы	85	Marjanovic 2005
венгры	венгры	194	Rosser 2000, Semino 2000, Rootsi 2007
греки	греки	340	Semino 2000, Di Giacomo 2003, Bosch 2006
жители Герцеговины	жители Герцеговины	141	Pericic 2005
ирландцы, шотландцы	кельтоязычные народы	420	Rosser 2000
испанцы	испанцы	278	Rosser 2000, Semino 2000, Cruciani 2004
итальянцы	итальянцы	673	Rosser 2000, Semino 2000, Di Giacomo 2003
кабардинцы	кабардинцы	59	Nasidze 2004
коми, мари, удмурты	финноязычные народы поволжья (коми, мари, удмурты)	508	Rosser 2000, Semino 2000, Tambets 2004, Rootsi 2007
латыши	латыши	234	Rosser 2000, Laitinen 2002, Rootsi 2007
литовцы	литовцы	348	Rosser 2000, Laitinen 2002, Kasperaviciute 2004
македонцы	македонцы	150	Semino 2000, Pericic 2005, Bosch 2006
немцы	немцы	1231	Semino 2000, Kayser 2005
норвежцы	норвежцы	207	Rosser 2000, Passarino 2002, Behar 2003
поляки	поляки	968	Semino 2000, Kayser 2005
румыны	румыны	256	Rosser 2000, Cruciani 2004, Di Giacomo 2004, Bosch 2006
русские	западные русские (Тверская, Смоленская обл.)	173	Balanovsky, в печати
русские	кубанские казаки	90	Balanovsky, в печати
русские	русские Псковской области	127	Balanovsky, в печати
русские	северные русские (Костромская, Архангельская, Вологодская обл.)	504	Wells 2001, Балановский неопубл.
русские	русские юга центральной России (Белгородская, Курская, Орловская, Воронежская обл.)	390	Balanovsky, в печати
сербы	сербы	194	Marjanovic 2005, Pericic 2005
словаки	словаки	356	Rosser 2000, Di Giacomo 2004, Rootsi 2007
словенцы	словенцы	70	Rosser 2000
сорбы	сорбы	112	Behar 2003
татары	татары	243	Wells 2001, Tambets 2004, Rootsi 2007
турки	турки	523	Cinnioglu 2004
финны	финны	568	Rosser 2000, Lappalainen 2006
французы	французы	209	Rosser 2000, Semino 2000, Cruciani 2004, Tambets 2004
хорваты	хорваты	604	Semino 2000, Barac 2003, Marjanovic 2005, Pericic 2005, Rootsi 2007
чехи	чехи	257	Luca 2006
чуваши	чуваши	96	Rosser 2000, Rootsi 2007
эстонцы	эстонцы	608	Rosser 2000, Laitinen 2002, Cruciani 2004, Rootsi 2007

Таблица 12

Литературные данные о полиморфизме мтДНК в европейских популяциях, привлеченные для кластерного анализа (9 476 человек)

НАРОД	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	ВЫБОРКА	ЛИТЕРАТУРНАЯ ССЫЛКА
адыги и кабардинцы	Абхазо-адыгские народы	151	Macaulay 1999, Richards 2000
албанцы	Албанцы	42	Bosch 2006
англичане	Англичане	92	Richards 2000
баски	Баски	106	Bertranpetit 1995, Corte-Real 1996
аромуны	Аромуны	133	Bosch 2006
белорусы	Северные белорусы (Витебская обл.)	100	Балановский не опубл.
белорусы	Южные белорусы (Гомельская и Брестская обл.)	160	Балановский не опубл.
болгары	Болгары	141	Calafell 1996, Richards 2000
боснийцы	Боснийцы	322	Malyarchuk 2003, Harvey online datasets
венгры	Венгры	74	Bogaszi-Szabo 2006
греки	Греки	85	Richards 2000, Bosch 2006
ирландцы и шотландцы	Кельтоязычные народы	1230	Helgason 2001, McEvoy 2004, Sykes 2006
испанцы	Испанцы	753	Corte-Real 1996, Salas 1998, Crespillo 2000, Larruga 2001, Gonzalez 2003, Maca-Meyer 2003
итальянцы	Итальянцы	312	Francalacci 1996, Richards 2000, Mogentale-Profizi 2001, Babalini 2005
коми пермяки, коми зыряне, мари, мордва, удмурты	Финноязычные народы Поволжья	505	Sajantila 1995, Bermisheva 2002
латыши	Латыши	299	Pliss 2005
немцы	Немцы	965	Richards 1996, Pfeiffer 1999
норвежцы	Норвежцы	418	Richards 2000, Helgason 2001, Passarino 2002
поляки	Поляки	473	Richards 2000, Malyarchuk 2002
румыны	Румыны	197	Richards 2000, Bosch 2006
русские	Западные русские (Смоленская обл.)	147	Балановский не опубл.
русские	Кубанские казаки (Адыгея)	194	Балановский не опубл.
русские	Русские Псковской обл.	68	Malyarchuk 2004
русские	Северные русские (Костромская, Архангельская обл.)	299	Belyaeva 2000, Балановский не опубл.
русские	Русские юга центральной России (Белгородская и Орловская обл.)	224	Malyarchuk 2004, Балановский не опубл.
сербы	Сербы	63	Harvey online datasets
словаки	Словаки	129	Metspalu online datasets
словенцы	Словенцы	104	Malyarchuk 2003
татары	Татары	225	Bermisheva 2002
турки	Турки	234	Richards 2000, Quintana-Murci 2004
финны	Финны	592	Sajantila 1995, Lahermo 1996, Kittles 1999, Richards 2000, Meinila 2001
французы	Французы	257	Richards 2000, Dubut 2003
хорваты	Хорваты	159	Tolk 2001, Babalini 2005, Harvey online datasets
чехи	Чехи	83	Richards 2000
чуваши	Чуваши	92	Richards 2000, Bermisheva 2002
эстонцы	Эстонцы	48	Sajantila 1995, Sajantila 1996

База данных о полиморфизме аутосомных ДНК маркеров привлекается нами в анализ как вспомогательный инструмент. База данных составлена к.б.н. Э.А. Почешховой. Список литературных источников для сравнения популяций по аутосомным ДНК маркерам приводится в табл. 13.

Таблица 13

Популяции, вошедшие в сравнительный анализ по аутосомным ДНК маркерам (всего 9 939 человек)

НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	НАРОД	ВЫБОРКА[a]	ЛИТЕРАТУРНАЯ ССЫЛКА
абхазо-адыгские народы	абазины, абхазы, адыги, кабардинцы, черкесы	1087	Limborska et al., 2002, Коршунов, 2004, Почешхова, неопубл.
Финны Поволжья	коми, мари, мордва, удмурты	649	Галеева и др., 1998, Voevodin et al., 1998, Martinson et al., 2000, Lucotte et al., 2003, Gharagozloo et al., 2005, Kidd et al., 2006
Албанцы	албанцы	193	Aseev et al., 1997, Limborska et al., 2002, ALFRED database
Баски	баски	318	ALFRED database
Южные белорусы	белорусы	105	Дибирова, Соловьева, Фролова, неопубл.
Северные белорусы	белорусы	100	Мансуров, Соловьева, неопубл.
Греки	греки	934	Stephens et al., 1998, Martinson et al., 2000, ALFRED database
Испанцы сред	испанцы	2159	Libert et al., 1998, Stephens et al., 1998, Ramana et al., 2001, ALFRED database
Румыны	румыны	130	ALFRED database
Кубанские казаки (Адыгея)	русские	142	Почешхова, неопубл.
Северные русские (Архангельская, Вологодская, Костромская обл.)	русские	408	Сольвьева, неопубл.
Русские Псковской области	русские	149	Сольвьева, неопубл.
Западные русские (Смоленская, Тверская обл.)	русские	260	Сольвьева, неопубл.
Татары	татары	324	Martinson et al., 1997, Галеева и др., 1998, Libert et al., 1998, Battiloro et al., 2000, Lucotte 2001, Limborska et al., 2002
Турки	турки	497	Yudin et al., 1998, Lucotte 2001, ALFRED database
Французы	французы	2255	Libert et al., 1998, Stephens et al., 1998, Struyf et al., 2000, Lucotte 2001, ALFRED database
Южные Славяне	македонцы и болгары	229	ALFRED database

Примечания:
[a] Указана суммарная выборка обследованных в публикациях индивидов. По отдельным локусам выборка может быть меньше.

Гаплогруппы NRY и мтДНК в кластерном анализе

Кластерный анализ проводится по генетическим расстояниям, вычисленным из частот гаплогрупп. Сравнение популяций по **частотам гаплогрупп NRY** можно было произвести только при условии единой классификации гаплогрупп. Поскольку в разных литературных источниках генотипированы различные наборы маркеров NRY, нам пришлось выбрать такой универсальный набор гаплогрупп и их объединений, при

котором каждый индивидуальный образец ДНК мог быть отнесен к одной из них: Y(×DE,F), DE, F(×I,K), I, K(×N3,P), N3, P(×R1a) и R1a. Таким образом, из-за неполноты литературных данных, мы были вынуждены объединить ряд гаплогрупп NRY (например, для украинцев перечень гаплогрупп сократился с 19 до 8: I1a, I1b и I1c были объединены в I и т.д.).

Чтобы выяснить, искажаются ли при объединении гаплогрупп соотношения между популяциями, мы оценили генетические расстояния между четырьмя украинскими популяциями по универсальному набору (8 гаплогрупп) и по полному набору (19 гаплогрупп). Корреляция матриц расстояний составила r=0.93 (p=0.007). Это означает, что при сокращении набора гаплогрупп NRY генетические расстояния между популяциями не искажаются.

По мтДНК универсальный набор включил 40 гаплогрупп, встречающихся в популяциях Европы: A, B, C, D, F, G, H, HV(×H, pre V), I, J, K, L(×M,N), M(×C,D,G,Z), N(×A,I,N1,R,W,X), N1a, N1b, N1c, N2a, N9a, pre HV(×HV), pre V(×V), R(×B,F,J,pre-HV,T,U), T, U(×U1,U2,U3,U4,U5,U6, U7, U8), U1, U2, U3, U4, U5(×U5a,U5b), U5a, U5b, U6, U7, U8(×K), V, W, X, Y и Z. Каждый индивидуальный образец литературных данных был отнесен к одной из этих 40 гаплогрупп универсального набора. Как и для NRY, мы были вынуждены объединить ряд гаплогрупп мтДНК. Так, выявленные у украинцев 34 гаплогруппы мтДНК были объединены в 25 соответствующих гаплогрупп из универсального набора (например, U5a(×U5a1), U5a1(×U5a1a) и U5a1a из «украинского» набора объединены в U5a). Таким образом, из 40 гаплогрупп универсального набора, среди украинцев встречены 25 гаплогрупп. Остальные 15 гаплогрупп универсального набора обнаружены среди украинцев с нулевой частотой. Поэтому, чтобы оценить искажение расстояний при объединении гаплогрупп, мы оценили генетические расстояния между четырьмя украинскими популяциями по встреченным у них гаплогруппам (т.е. с частотой выше 0): 25 гаплогруппам универсального набора и 34 гаплогруппам полного «украинского» набора. Корреляция матриц расстояний составила r=0.92 (p=0.008). Это означает, что при сокращении набора гаплогрупп мтДНК генетические расстояния между популяциями не искажаются.

2.6. Обработка данных и статистический анализ

Для украинских популяций и данных литературы, вовлеченных в анализ, проведен многомерный статистический анализ.

1. Определение частот гаплогрупп.
2. Вычисление генетических расстояний D_{Nei} [Nei, 1975] между популяциями (результат представляется в виде матрицы генетических расстояний). Последующее отображение расстояний в виде:
   a. двух дендрограмм, одна из которых построена методом Уорда, а другая – методом средней связи.
   b. диаграмм многомерного шкалирования.
3. Факторный анализ генетической изменчивости на основе корреляционных матриц.
4. Оценка внутри- и межэтнического генного разнообразия с помощью G_{ST} – статистики по маркерам Y хромосомы, мтДНК и привлекаемых для сравнения данных об аутосомных ДНК маркерах. При оценках G_{ST} используется один и тот же набор популяций (народов) для всех трех систем маркеров.
5. Оценка корреляции генетических расстояний по разным системам маркеров.
6. Оценка корреляций географических расстояний и генетических расстояний по разным системам генетических маркеров.
7. Оценка корреляций лингвистических различий и генетических расстояний по разным системам генетических маркеров.
8. Компьютерное картографирование генетических расстояний.

Все расчеты, проводимые с помощью MS Excel были сделаны в двух повторностях.

Определение гаплогрупп и их частот

Определение гаплогрупп NRY проводилось в соответствии с правилами [Y chromosome consortium, 2002]. Определение гаплогрупп мтДНК проводилось в соответствии с [Maca-Meyer et al., 2001; Herrnstadt et al., 2002; Kivisild et al., 2002; Kong et al., 2003; Maca-Meyer et al., 2003a, 2003б; Behar et al., 2004; Kivisild et al., 2004; Loogvali et al., 2004; Maliarchuk et al., 2004; Quintana-Murci et al, 2004; Tambets et al.,2004; Maliarchuk et al., 2006]. Оценка частот гаплогрупп проводилось напрямую, по формуле $p_i = n_i/N$, где p_i – искомая частота гаплогруппы, n_i – численность индивидов в выборке, представляющих искомую гаплогруппу, N – численность выборки.

Генетические расстояния D_{Nei}

Генетические расстояния определялись по [Nei, 1975]. Генетическое расстояние между двумя популяциями (*i* и *j*) определялось в соответствии с формулой:

$$D_{NEI\,ij} = -\ln \frac{\sum_{a=1}^{l} p_{ai} * p_{aj}}{\sqrt{\sum_{a=1}^{l} p_i^2 \sum_{a=1}^{l} p_j^2}}$$

где p_{ai} – частота гаплогруппы (аллеля) *a* в популяции *i*, *l* – общее число гаплогрупп (для однородительских маркеров) или суммарное количество аллелей в локусах, по которым идет сравнение (для аутосомных маркеров).

При оценке генетических расстояний между всеми парами набора популяций строилась матрица генетических расстояний, в которой столбцы и строки подписаны названием популяции, а каждая ячейка содержит генетическое расстояние между популяциями, названиям которых соответствуют строка и столбец, в которых находится эта ячейка. Диагонали матрицы генетических расстояний заполнялись знаками «-». Расчет расстояний проводился по вышеприведенной формуле в MS Excel.

Визуализация генетических расстояний производилась путем построения дендрограмм и проведения многомерного шкалирования с помощью программы Statistica 6.0. Дендрограммы строились методом Уорда и методом средней связи. Рекомендуется [Дерябин, 2001] при визуализации матриц генетических расстояний с помощью дендрограмм использовать результаты именно этих двух способов построения. Более генетически близкими нами считались популяции и их группы, которые объединялись вместе при обоих способах построения дендрограмм. При построении диаграмм многомерного шкалирования рекомендуется [Дерябин, 2001] считать построенные диаграммы шкалирования удовлетворительно отражающими многомерные генетические расстояния только в том случае, если коэффициент стресса не превышает 0.100, а диаграмма Шеппарда возрастает плавно, без резких рывков. По возможности строились двухмерные диаграммы, и лишь при неудовлетворительном коэффициенте стресса или диаграмме Шеппарда строились трехмерные диаграммы.

<u>Факторный анализ генетической изменчивости</u> на основе корреляционных матриц и отображение популяций в координатах главных факторов проводились с помощью программы Statistica 6.0 методом главных компонент. Для сравниваемых популяций были получены значения главных факторов. Затем на диаграмме факторного анализа были отображены популяции в координатах значений двух главных факторов.

<u>Оценка G_{ST}</u>

G_{ST} системы из m популяций по l гаплогруппам оценивалась по формуле

$$G_{ST} = \frac{H_T - \overline{H}_S}{H_T}\text{, где}$$

$$H_T = 1 - \sum_{i=1}^{l} \overline{p}_i^2; \quad \overline{p}_i = \frac{\sum_{k=1}^{m} p_{ik}^2}{m};$$

$$\overline{H}_S = \frac{\sum_{k=1}^{m} H_{Sk}}{m}; \quad H_{Sk} = 1 - \sum_{i=1}^{l} p_{ik}^2 .$$

p_{ik} – частота i-й гаплогруппы в k-й популяции

Внутриэтнический уровень дифференциации оценивался для украинцев.

Межэтнический уровень дифференциации оценивался для восточных славян (по средним данным для русских, средним данным для украинцев и средним данным для белорусов).

Надэтнический уровень дифференциации оценивался для славян в целом (по усредненным данным о восточных, западных и южных славянах).

При вычислении средних частот гаплогрупп для отдельного народа (украинцев) производилось невзвешенное усреднение частот гаплогрупп в субпопуляциях. Аналогично, при вычислении средних частот у восточных славян невзвешенно усреднялись частоты гаплогрупп у украинцев, русских и белорусов. При вычислении средних частот гаплогрупп у славян брались невзвешенные средние частот у восточных, западных и южных славян. Оценка G_{ST} производилась с помощью MS Excel.

G_{ST} принято приводить в процентах (то есть, в виде G_{ST} x 100).

Корреляции генетических расстояний по разным системам генетических маркеров.

Корреляция генетических расстояний по паре генетических маркеров вычислялась как корреляция для набора пар значений расстояний, где каждая пара представляла два генетических расстояния между одной и той же парой популяций по двум сравниваемым системам генетических маркеров. Оценивалась ранговая корреляция Спирмена. Для всех приводимых в настоящей работе корреляций Спирмена в приложениях представлены соответствующие корреляции Пирсона. Расчет производился с помощью MS Excel.

Корреляции генетических расстояний по разным системам генетических маркеров с географическими расстояниями

Для этой оценки были вычислены географические расстояния между популяциями. Для их расчета использовалась формула длины дуги на сфере между точками $P_1=(\varphi_1,\lambda_1)$ и $P_2=(\varphi_2,\lambda_2)$ (φ - широта, λ - долгота, в радианах):

$$\sigma=\arccos[\sin\varphi_1 \sin\varphi_2+\cos\varphi_1 \cos\varphi_2 \cos(\lambda_2-\lambda_1)]$$

и если $\cos\sigma\geq 0$, то $s=R\sigma$, а если $\cos\sigma<0$, то $s=R(\pi-|\sigma|)$, где R – радиус Земли (6372 км). Относительная погрешность при таком определении географических расстояний составляет порядка 0.001.

Для популяций, по которым проводились генетические сравнения (вычисления генетических расстояний), по данным о месте обследования были определены географические координаты (с помощью программы Google Earth) и вычислены географические расстояния между всеми парами популяций (с помощью MS Excel). Корреляции генетических и географических расстояний оценивались так же, как корреляции между генетическими расстояниями по двум системам маркеров: оценивалась корреляция пар соответствующих межпопуляционных расстояний, одно из которых было географическим, а второе – генетическим.

Корреляции генетических расстояний по разным системам генетических маркеров с лингвистическими различиями

В качестве оценки языковых различий (далее – лингвистических расстояний) использованы (по аналогии с расстояниями D_{NEI}) отрицательные логарифмы показателей сходства языков, полученных коллективом под руководством член-корр. С.А. Старостина [http://starling.rinet.ru/indexru.htm]. Привлекаются только данные об индоевропейских народах, поскольку используемые методы оценки сходства языков дают наиболее

корректные результаты только в рамках одной языковой семьи, в то время как точность оценок близости языков разных семей уже не так велика.

Компьютерное картографирование генетических расстояний.

Картографический анализ проведен с помощью оригинального программного пакета GGMAG [Рычков, 1990; Балановская, Рычков, 1990]. Карта представляет собой математическую модель распределения признака в географическом пространстве: в каждую точку карты помещается его прогнозируемое значение. Оно рассчитывается с помощью интерполяционной процедуры на основе всей совокупности генетически изученных популяций с учетом расстояния от них до данной точки карты. Мы использовали главное преимущество картографической технологии – возможность сопоставления и количественного анализа карт разных признаков, даже если по ним изучены разные популяции. Поэтому, хотя лишь 39 популяций Европы одновременно изучено по гаплогруппам и NRY, и мтДНК (табл. 10), мы построили карты частот гаплогрупп однородительских маркеров в Западной Евразии по гораздо большему объему данных: для каждой гаплогруппы NRY в среднем по 110 популяциям; для каждой гаплогруппы мтДНК в среднем по 120 популяциям. На основе полученных карт отдельных гаплогрупп построены и представлены в данной работе две синтетические карты, отображающие генетические расстояния от украинцев по двум типам маркеров: NRY и мтДНК. Карты надежности прогноза показали, что проведенный нами картографический анализ в исследуемом регионе надежно обеспечен исходной генетической информацией.

Глава 3.
Результаты и обсуждение

3.1. Характеристика генофонда украинцев по частотам гаплогрупп Y хромосомы

Для получения общей характеристики генофонда украинцев изучены генетические особенности отдельных украинских популяций и степень их взаимной генетической близости, отражающая структуру украинского генофонда (внутриэтническое разнообразие). Проведен сравнительный анализ украинцев с народами Европы (межэтническое разнообразие).

3.1.1. Сопоставление украинских популяций по маркерам Y хромосомы

<u>Частоты гаплогрупп NRY в украинских популяциях</u>

В украинских популяциях выявлено 19 гаплогрупп NRY. Выборка восточных украинцев, которые происходят из восточной части этнического ареала украинцев, составляет по NRY 53 человека (численность этой же выборки по мтДНК– 90 человек). Для увеличения численности выборки по маркерам NRY к ней добавлены еще три человека, дед по отцовской линии которых происходит из восточной части этнического ареала украинцев, так что общая выборка для региона составила 56 человек. Эта выборка не достаточно велика, чтобы обеспечить высокую достоверность выводов, поэтому выводы о разнообразии NRY в отношении этой выборки будут носить более гипотетический характер. Хотя в составе восточной и западной выборки были изучены несколько более дробных подразделений (см. главу 2.3 «Материалы, собранные в ходе экспедиционных обследований»), малая численность этих подразделений (от 19 до 42 человек) не позволяет исследовать их по отдельности. В приложении 5 представлено обоснование необходимости их объединения. Частоты гаплогрупп NRY в изученных популяциях представлены на www.genofond.ru в разделе «базы данных».

На рис. 8 представлена диаграмма частот гаплогрупп NRY в изученных популяциях. В средней украинской популяции пять гаплогрупп превышают по частоте 5% уровень полиморфизма: R1a, I1b, E3b1, N3 и I1a; еще три гаплогруппы превышают по частоте 1% уровень: R1b3, J2(xJ2f) и G2.

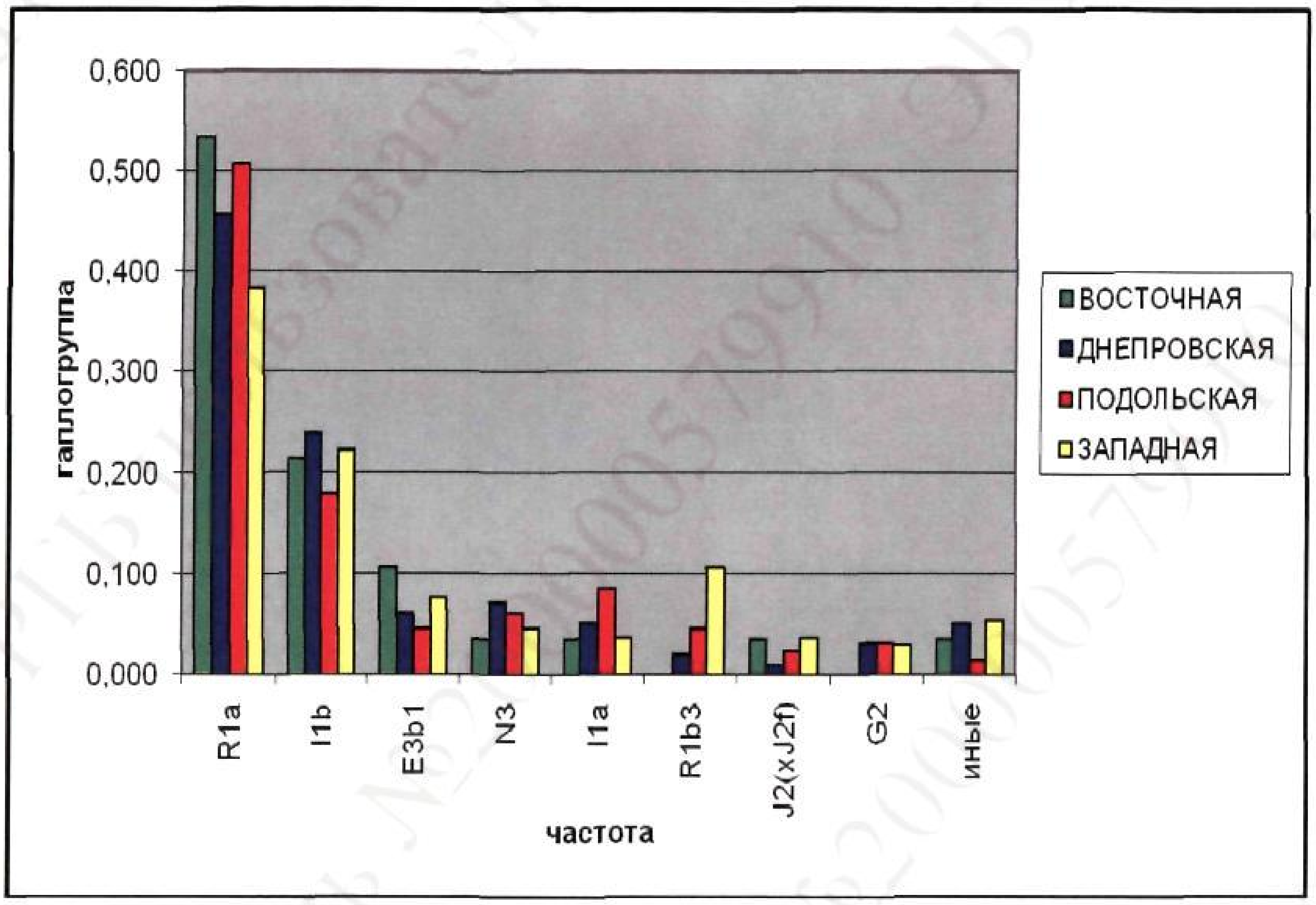

Рисунок 8. Частоты гаплогрупп NRY в изученных украинских популяциях

Примечание:
Гаплогруппы, встречающиеся в «средней» украинской популяции с частотой менее 1% объединены на диаграмме в группу «иные».

Гаплогруппа R1a, встречающаяся почти у половины (47.2%) украинцев, распространена в центральной Евразии на обширнейшей территории. Она встречается с частотой 50-70% у восточных и подольских украинцев (собственные данные), в польских популяциях, у северных и южных белорусов, русских (с частотой более 60% в Белгородской, Орловской, Воронежской областях), а также у сорбов (коренной славяноязычный народ Восточной Германии, говорят на языке западнославянской языковой ветви). Частоты от 40 до 50% встречаются у днепровских (собственные данные) и восточных [Kharkov et al., 2004] украинцев, поляков, русских, чехов, словаков, латышей, литовцев, марийцев [Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000; Wells et al., 2001; Karafet et al., 2002; Behar et al., 2004; Kharkov et al., 2004; Maliarchuk et al., 2004; Tambets et al., 2004; Kayser et al., 2005; Derenko et al.,. 2006; Luca et al., 2006; Балановский, личное сообщение]. Вторая возможная географическая область максимальной частоты гаплогруппы R1a

выявляется на востоке Средней Азии. В суммарной выборке киргизов (N=65; [Karafet et al., 2001; Wells et al., 2001]) показана частота гаплогруппы R1a, равная 63.1%. Данные о частоте R1a у таджиков (63.6%) и ишкашимцев (68.0%) [Wells et al., 2001] малонадежны из-за малых выборок (N=22 и N=25, соответственно), но позволяют предположить высокую частоту гаплогруппы в популяциях востока Средней Азии. Для популяции шорцев показана частота R1a, равная 58.8%, для алтай-кижи – 41.3% [Derenko et al., 2006].Таким образом, в Евразии выявляются две географические области максимальных частот гаплогруппы R1a: восточноевропейская и центральноазиатская (смещенная к востоку Центральной Азии). В западноукраинской популяции частота R1a минимальна для украинцев и равна 38,5% (в популяции украинцев из [Rosser et al., 2000] частота R1a у украинцев равна 29.6%, но выборка составляет лишь 27 человек, поэтому оценка частоты может быть сильно смещена).

Гаплогруппа I1b с наибольшей частотой распространена на Балканах: 63.8% у герцеговинцев, 50% у хорватов, 43.5% у боснийцев, 29.9% у сербов, 29.5% у македонцев. Кроме Балкан, такая высокая частота I1b показана только для Сардинцев (35.1%) [Semino et al., 2000; Barac et al., 2003; Rootsi et al., 2004; Marjanovic et al., 2005; Pericic et al., 2005]. С наибольшей, после Балканских популяций, частотой I1b встречается у украинцев (18.0-24.0%, собственные данные), а с частотой 10.0-17.0% - в некоторых русских, белорусских и одной чешской популяции [Kharkov et al., 2005; Luca et al., 2006; Балановский, личное сообщение]. Таким образом, украинские популяции по частоте I1b занимают промежуточное положение между южными и другими восточными славянами.

Гаплогруппа E3b1 наиболее характерна для популяций юга Европы и Восточной Африки и встречена с максимальной частотой (более 40%) у албанцев и марокканских арабов [Cruciani et al., 2004] Частота E3b1 20-30% характерна, с одной стороны, для македонцев, сербов и болгар, и с другой – для эфиопов [Cruciani et al., 2004; Pericic et al., 2005; Bosch et al., 2006]. Частота E3b1 больше у восточных (11.1%) и западных (7.7%) украинцев и меньше у днепровских (6.3%) и подольских (4.7%). Характер разнообразия частоты E3b1, как и I1b, указывает на некоторое генетическое сходство украинского населения с населением Балкан.

Гаплогруппа N3 распространена на севере Евразии, от севера Скандинавии до Чукотки [Rootsi et al., 2007] и достигает максимума у якутов (более 80%). С частотой 50-70% N3 встречается у некоторых сибирских популяций (эскимосы, буряты, чукчи, шорцы, ханты), а также у финноязычных народов Европы: коми, мари, удмуртов, финнов. Частота N3 40-50% характерна для латышей, литовцев, саамов, русских Архангельской области [Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000; Wells et al., 2001; Karafet et al., 2002; Laitinen et al.,

2002; Lell et al., 2002; Tambets et al., 2004; Kharkov et al., 2005; Karlsson et al., 2006; Lappalainen et al., 2006; Rootsi et al., 2007; Балановский, личное сообщение]. Наибольшие для украинских популяций частоты N3 обнаружены в днепровской и подольской выборках (собственные данные) и у восточных украинцев [Kharkov et al., 2004].

Наибольшее распространение I1a приходится на запад Скандинавии (частота 24.4 - 52.1%) и на северо-запад Европы в целом. Некоторое повышение частоты наблюдается у финноязычных народов Поволжья [Rootsi et al., 2004]. Среди украинцев частота I1a больше для подольских (8.6%) и днепровских (5.2%) и меньше для западных (3.8%) и восточных (3.7%).

Таким образом, гаплогруппы I1b и E1b1 выявляют сходство по частотам украинцев и балканских популяций. Гаплогруппы N3 и I1a, характерные для более северных народов, показывают большее сходство по частотам с подольскими и днепровскими украинцами, хотя частоты этих гаплогрупп небольшие (не превышают 8.7%). R1a выявляет сходство украинцев с восточнославянским и западнославянским населением, хотя частота этой гаплогруппы высока также и на востоке Средней Азии.

Генетические расстояния между украинскими популяциями

Генетические расстояния (D_{Nei}) отражают степень генетического сходства между сравниваемыми популяциями. Генетические расстояния между изученными популяциями представлены в табл. 14.

Таблица 14

Генетические расстояния (D_{Nei}) по частотам гаплогрупп NRY между украинскими популяциями

	ВОСТОЧНАЯ (N=56)	ДНЕПРОВСКАЯ (N=96)	ПОДОЛЬСКАЯ (N=128)	ЗАПАДНАЯ (N=130)	СРЕДНЯЯ (N=410)
ВОСТОЧНАЯ	-	0.016	0.018	0.042	0.009
ДНЕПРОВСКАЯ	0.016	-	0.015	0.025	0.005
ПОДОЛЬСКАЯ	0.018	0.015	-	0.035	0.007
ЗАПАДНАЯ	0.042	0.025	0.035	-	0.017
СРЕДНЯЯ	0.009	0.005	0.007	0.017	-

Для визуализации матрицы расстояний ниже представлены дендрограммы, построенные методом Уорда (рис. 9)и методом средней связи (рис. 10), диаграмма многомерного шкалирования (рис. 11).

Для проверки полученных результатов был проведен факторный анализ изменчивости украинцев по маркерам NRY. График отображения изученных популяций в координатах первых двух главных факторов изменчивости представлен на рис. 12.

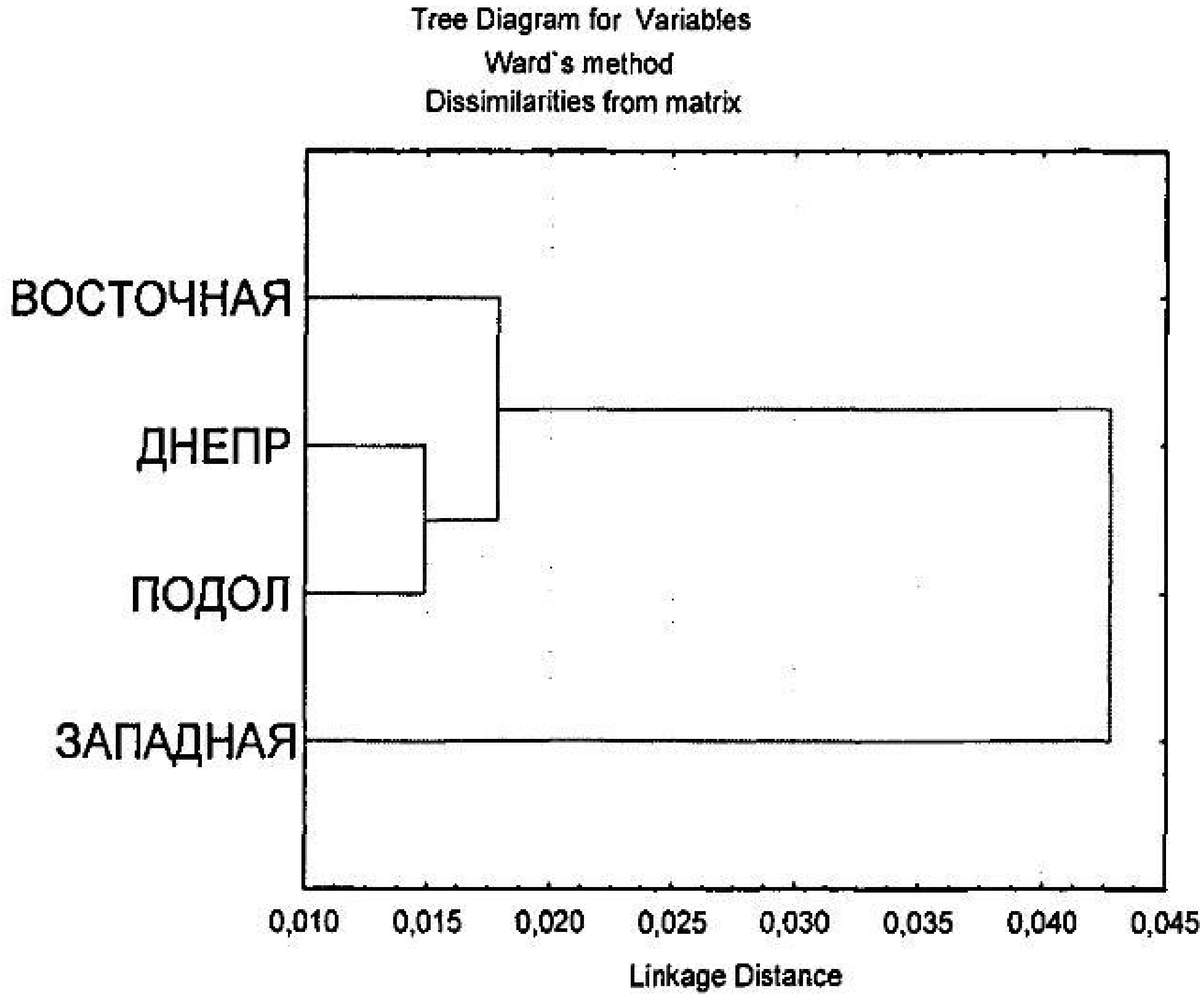

Рисунок 9. Дендрограмма генетических расстояний между изученными украинскими популяциями по частотам гаплогрупп NRY (метод Уорда)

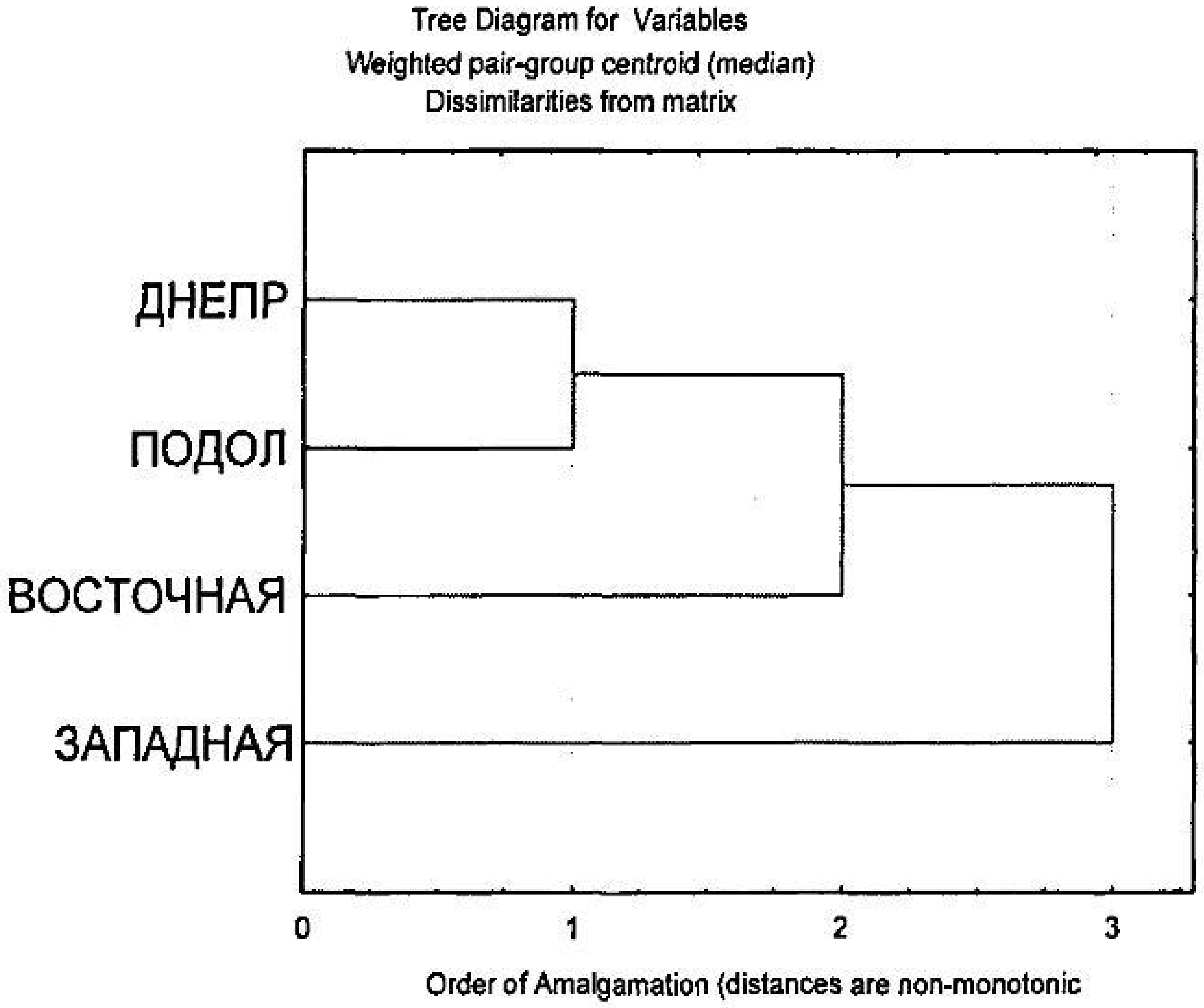

Рисунок 10. Дендрограмма генетических расстояний между изученными украинскими популяциями по частотам гаплогрупп NRY (метод средней связи)

Характерной особенностью выявленной на дендрограммах картины является образование устойчивого кластера из двух наиболее генетически сходных популяций – днепровской и подольской. Наиболее генетически близки к этому кластеру восточные украинцы (расстояние между днепровскими и восточными украинцами D=0.016 и между восточными и подольскими украинцами D=0.018). Совокупность подольских, днепровских и восточных украинцев соответствует общности популяций, выявляемой по признакам антропологии как центральноукраинский антропологический тип [Дяченко, 1965; Дерябин 2002а] (для сопоставления с картой антропологических физических типов см. главу 1.2.2 «Антропологические варианты украинцев»). Западные украинцы значительно отличаются от других трех популяций (D=0.025-0.042). На рис. 11 и рис. 12 наиболее генетически сходные подольская и днепровская популяции очерчены красным контуром.

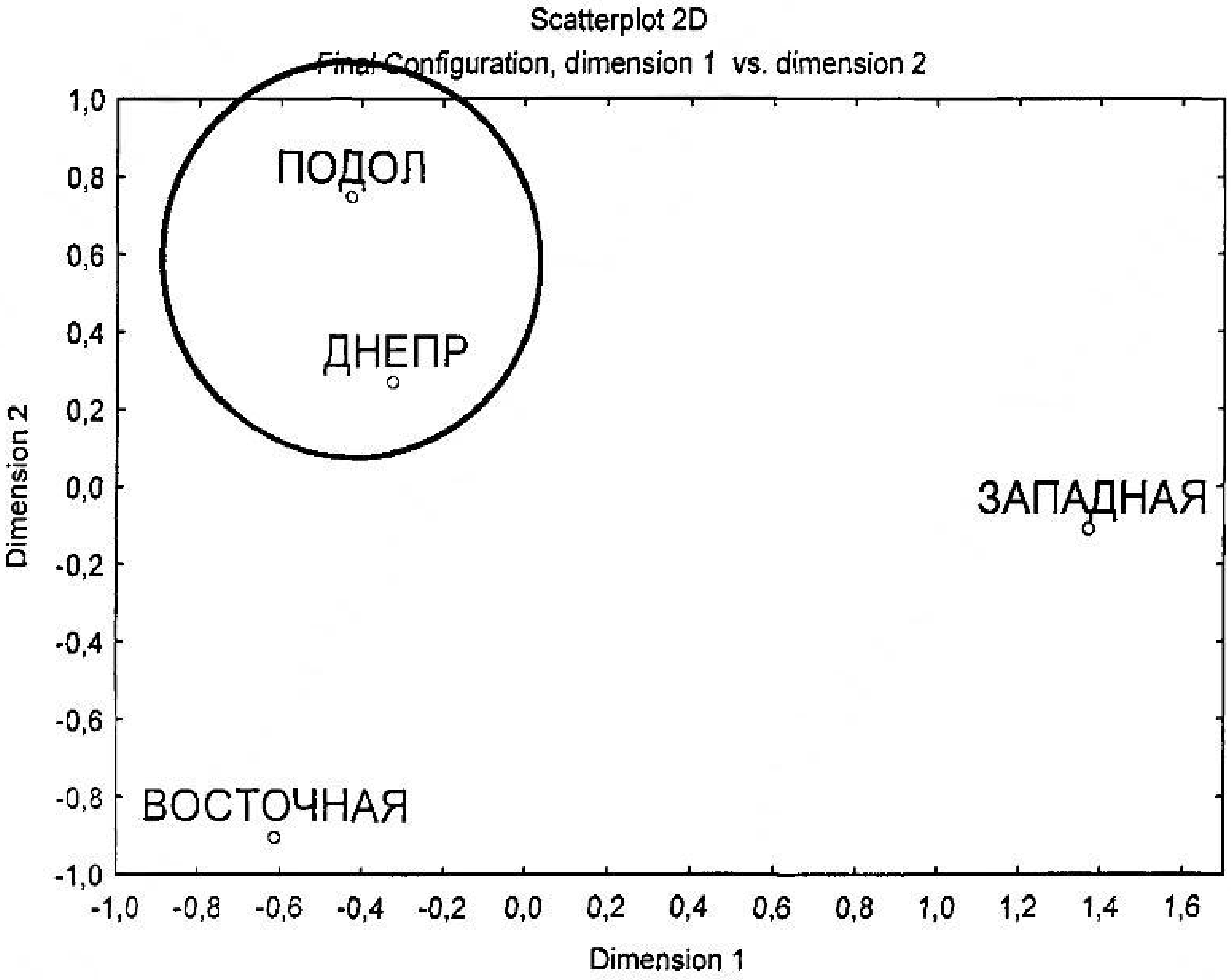

Рисунок 11. Диаграмма многомерного шкалирования расстояний между изученными украинскими популяциями по маркерам NRY[3]

Примечание:
Овалом обведены две наиболее генетически близкие популяции.

[3] Коэффициент стресса диаграммы равен 0.000.

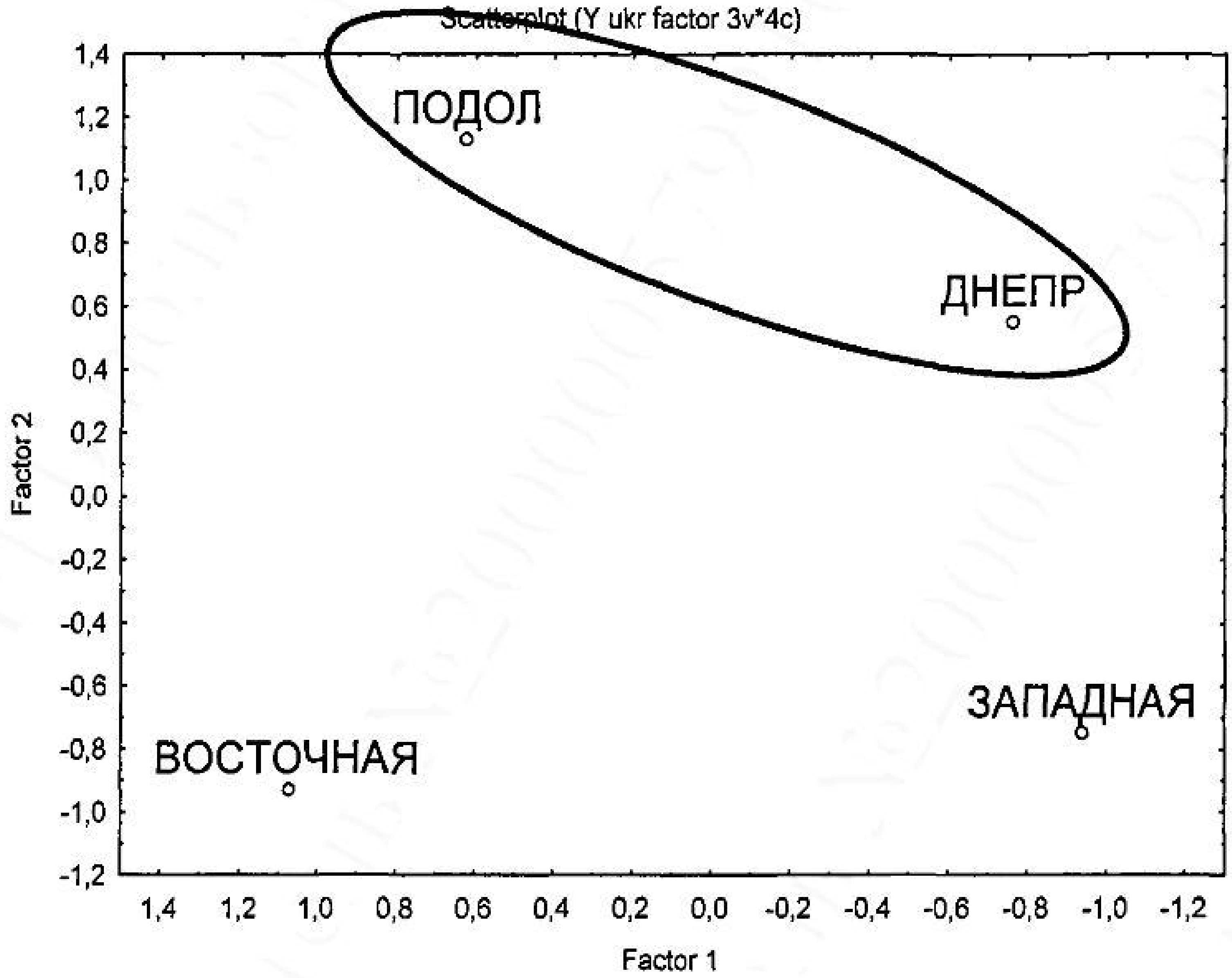

Рисунок 12. Положение изученных популяций в пространстве двух первых факторов изменчивости маркеров NRY[4]

Примечание:
Овалом обведены две наиболее генетически близкие популяции.

Положение популяций на диаграмме шкалирования и факторного анализа говорит о том, что популяции Центральной Украины – подольская и днепровская – не представляют собой переходной зоны между западными и восточными украинцами, а обладают генетическим своеобразием, проявляющимся в положении их на диаграмме шкалирования и факторного анализа в стороне от восточной и западной выборок, в «собственном пространстве» диаграмм.

По маркерам NRY наиболее близка к «средней» украинской выборке Днепровская (D=0.005). Наиболее специфичны западные украинцы (D=0.017). Это связано, прежде всего, с значительно меньшей частотой у западных украинцев восточноевропейской гаплогруппы R1a (0.385) и большей частотой западноевропейской гаплогруппы R1b3 (0.108), чем в других украинских популяциях (в которых R1a не менее 0.458 и R1b3 не более 0.047). К западным украинцам ближе днепровские (D=0.025), а также подольские (D=0.035) украинцы, в наибольшей степени от них отличаются восточные украинцы (D=0.042). Ниже будет показано, что по другим системам генетических маркеров (мтДНК

[4] Два первых главных фактора изменчивости охватывают 76.6 % общей вариации.

и аутосомные ДНК маркеры) наиболее генетически специфичной окажется восточная украинская популяция.

Сравнение полученных результатов с литературными данными о частотах гаплогрупп NRY у украинцев

В литературе данные о полном разнообразии частот гаплогрупп NRY представлены в трех публикациях [Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000 и Kharkov et al., 2004]. Из них, только для [Kharkov et al., 2004] указано происхождение образцов внутри этнического ареала украинцев: восточная Украина (преимущественно Харьковская, Полтавская, Сумская и Черниговская области). Данные о некоторых гаплогруппах NRY у украинцев

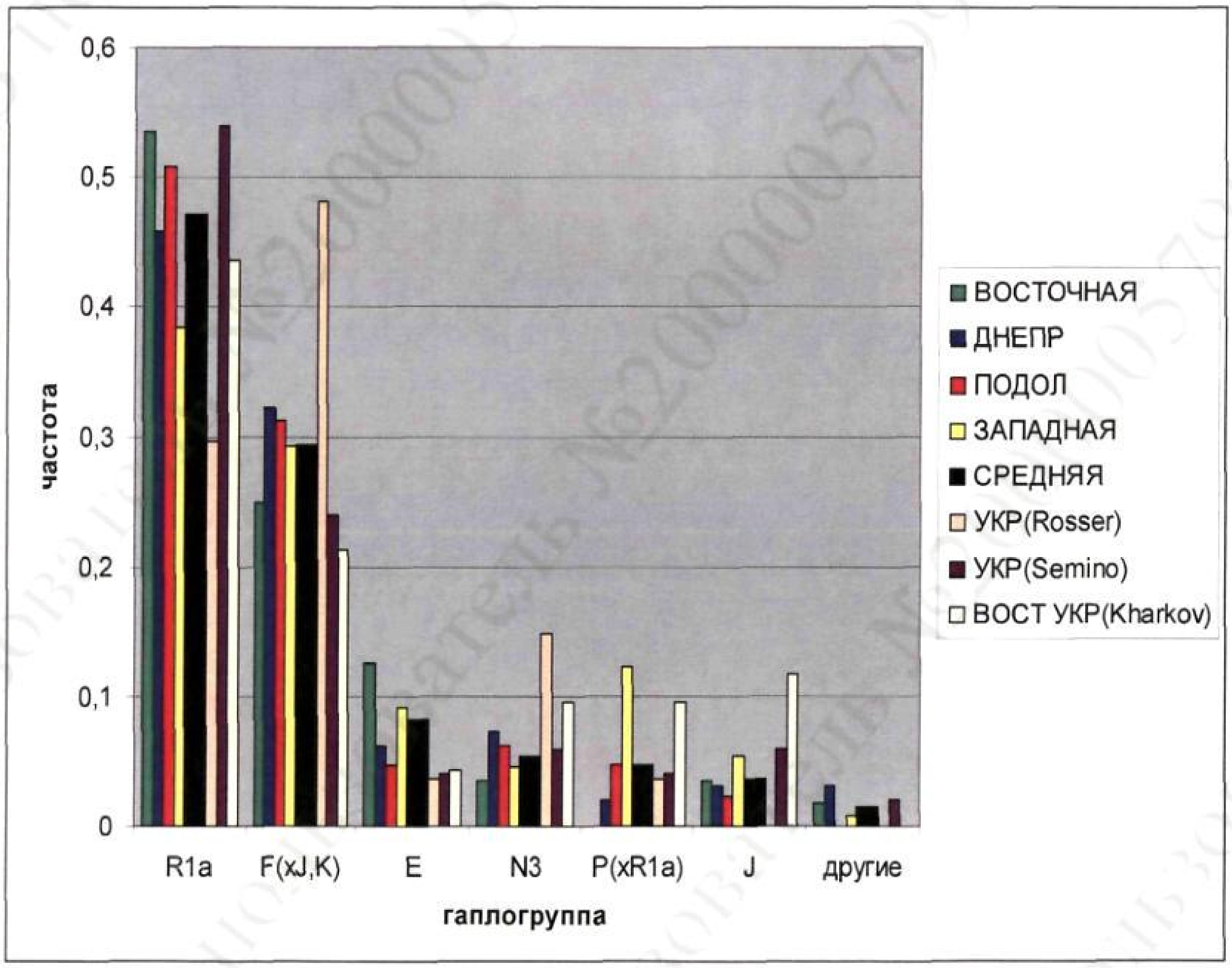

Рисунок 13. Частоты гаплогрупп Y хромосомы в литературных данных [Rosser 2000, Semino 2000, Kharkov 2004] и в изученных популяциях.

Обозначения:
УКР(Rosser) – украинцы из Rosser et al., 2000
УКР(Semino) – украинцы из Semino et al., 2000
ВОСТ УКР(Kharkov) – восточные украинцы из Kharkov et al., 2004
ВОСТОЧНАЯ – восточная выборка (настоящая работа)
ДНЕПР – днепровская выборка (настоящая работа)
ПОДОЛ – подольская выборка (настоящая работа)
ЗАПАДНАЯ – западная выборка (настоящая работа)
СРЕДНЯЯ – «средняя» украинская выборка (частоты оценены по четырем выборкам настоящей работы).

и аутосомные ДНК маркеры) наиболее генетически специфичной окажется восточная украинская популяция.

<u>Сравнение полученных результатов с литературными данными о частотах гаплогрупп NRY у украинцев</u>

В литературе данные о полном разнообразии частот гаплогрупп NRY представлены в трех публикациях [Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000 и Kharkov et al., 2004]. Из них, только для [Kharkov et al., 2004] указано происхождение образцов внутри этнического ареала украинцев: восточная Украина (преимущественно Харьковская, Полтавская, Сумская и Черниговская области). Данные о некоторых гаплогруппах NRY у украинцев

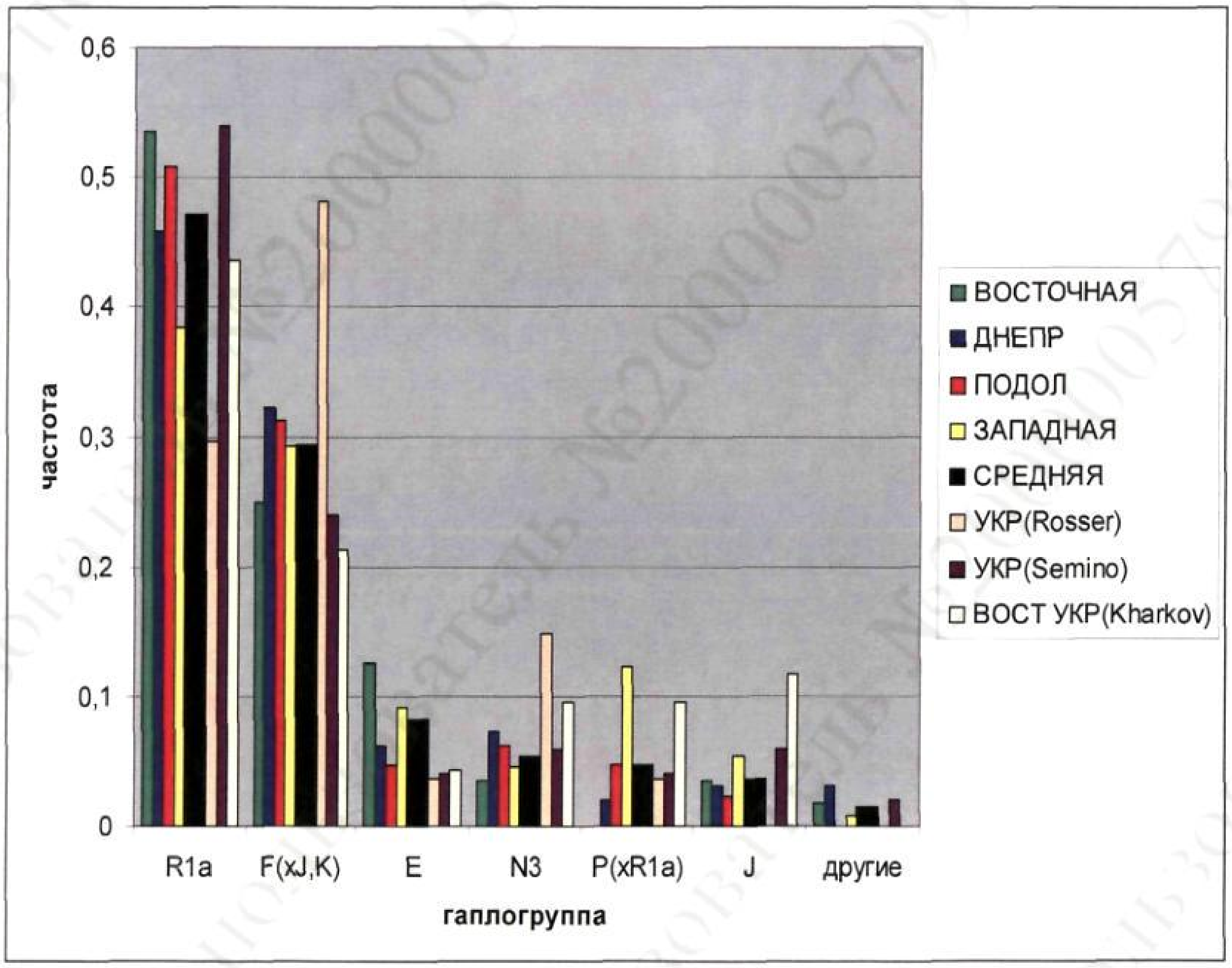

Рисунок 13. Частоты гаплогрупп Y хромосомы в литературных данных [Rosser 2000, Semino 2000, Kharkov 2004] и в изученных популяциях.

Обозначения:
УКР(Rosser) – украинцы из Rosser et al., 2000
УКР(Semino) – украинцы из Semino et al., 2000
ВОСТ УКР(Kharkov) – восточные украинцы из Kharkov et al., 2004
ВОСТОЧНАЯ – восточная выборка (настоящая работа)
ДНЕПР – днепровская выборка (настоящая работа)
ПОДОЛ – подольская выборка (настоящая работа)
ЗАПАДНАЯ – западная выборка (настоящая работа)
СРЕДНЯЯ – «средняя» украинская выборка (частоты оценены по четырем выборкам настоящей работы).

также представлены в Passarino et al., 2001 (для гаплогруппы R1a: p=0.50; N=82) и DiGiacomo et al., 2004 (для гаплогруппы J: p=0.00; N=6), см. главу 1.4 «изученность популяций украинцев по разным типам генетических маркеров». Частоты гаплогрупп NRY в литературных данных представлены на рис. 13 и в табл. 15.

Таблица 15

Частоты гаплогрупп NRY в литературных данных

	УКРАИНЦЫ (Rosser)[а] (N=27)	УКРАИНЦЫ (Semino)[б] (N=50)	ВОСТОЧНЫЕ УКРАИНЦЫ (Kharkov)[в] (N=94)
R1a	0.296	0.540	0.436
F(xJ,K)	0.481	0.240	0.213
E	0.037	0.040	0.043
N3	0.148	0.060	0.096
P(xR1a)	0.037	0.040	0.096
J	-	0.060	0.117
K2	-	0.020	-

Примечания:
[а] Данные из Rosser et al., 2000
[б] Данные из Semino et al., 2000
[в] Данные из Kharkov et al., 2004

Выборки в литературе исследовались на меньшее, чем в наших данных, количество маркеров, определяющих гаплогруппы. Поэтому, для сравнения собственных данных с литературными, было необходимо объединить гаплогруппы: E1, E3b1 и E3b3 в «E»; G2, I(xI1), I1a, I1b, I1c в «F(xJ,K)»; J1, J2(xJ2f), J2f в «J» ;Q, R1(xR1a,R1b3), R1b3 в «P(xR1a)».

По частотам гаплогрупп NRY вычислены генетические расстояния между сравниваемыми популяциями (табл. 16).

Таблица 16

Генетические расстояния по частотам гаплогрупп NRY между собственными данными и украинскими популяциями, представленными в литературе.

	ВОСТОЧНЫЕ (N=56)	ДНЕПРОВСКИЕ (N=96)	ПОДОЛЬСКИЕ (N=128)	ЗАПАДНЫЕ (N=130)	СРЕДНИЕ (N=410)	УКРАИНЦЫ (Rosser) (N=27)	УКРАИНЦЫ (Semino) (N=50)	ВОСТОЧНЫЕ УКРАИНЦЫ (Kharkov) (N=94)
ВОСТОЧНАЯ	-	0.024	0.020	0.054	0.014	0.208	0.015	0.049
ДНЕПРОВСКАЯ	0.024	-	0.005	0.028	0.004	0.093	0.022	0.042
ПОДОЛЬСКАЯ	0.020	0.005	-	0.027	0.003	0.122	0.011	0.033
ЗАПАДНАЯ	0.054	0.028	0.027	-	0.019	0.109	0.049	0.036
СРЕДНЯЯ	0.014	0.004	0.003	0.019	-	0.124	0.014	0.031
УКРАИНЦЫ (Rosser)	0.208	0.093	0.122	0.109	0.124	-	0.203	0.193
УКРАИНЦЫ (Semino)	0.015	0.022	0.011	0.049	0.014	0.203	-	0.021
ВОСТОЧНЫЕ УКРАИНЦЫ (Kharkov)	0.049	0.042	0.033	0.036	0.031	0.193	0.021	-

Примечания:
Используются те же обозначения популяций, что и на рис. 13.
«Средняя» украинская выборка вычислена только по данным о восточной, днепровской, подольской, западной популяциям.

Данные таблицы визуализированы с помощью дендрограмм, построенных методом Уорда (рис. 14) и методом средней связи (рис. 15). Визуализация с помощью диаграммы многомерного шкалирования представлена на рис. 16.

Проведен факторный анализ изменчивости, диаграмма факторного анализа представлена на рис. 17.

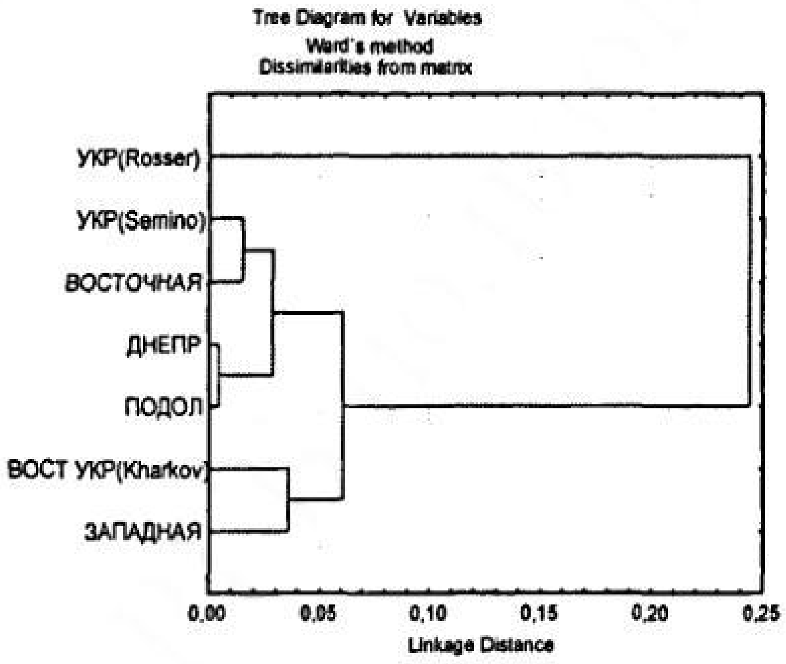

Рисунок 14. Дендрограмма генетических расстояний по маркерам NRY между изученными в настоящей работе популяциями и литературными данными (метод Уорда).

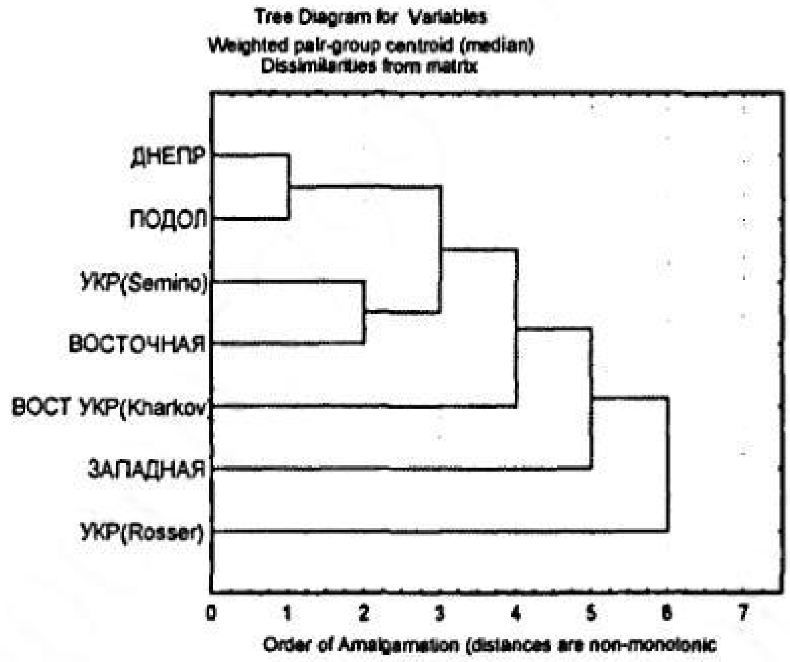

Рисунок 15 Дендрограмма генетических расстояний по маркерам NRY между изученными в настоящей работе популяциями и литературными данными (метод средней связи).

Примечание: Обозначения те же, что и на рис. 13.

Кластеры, выявившиеся на двух дендрограммах, отображены на диаграмме шкалирования с помощью цветных контуров. Характерной особенностью наблюдаемой картины является значительное отклонение от остальных популяций выборки из [Rosser et al., 2000], что, скорее всего, определяется ее крайней малочисленностью – 27 человек. Наиболее характерная для украинцев гаплогруппа R1a составляет у них всего 29.6%, в то время как в других популяциях не бывает ниже 38.5%, а в среднем почти достигает 50%.

Единственная из трех популяций из литературы, для которой известно происхождение – популяция восточных украинцев из [Kharkov et al., 2004]. Она оказывается наиболее генетически близка не к изученным нами восточным украинцам, а к популяции из [Semino et al, 2000], для которой происхождение образцов не указывается. Возможно, последняя происходит из Восточной Украины, поскольку она также генетически близка к восточным украинцам (D=0.015). Но она еще более близка к подольским (D=0.011) украинцам. В целом же, популяции из [Semino et al., 2000] и [Kharkov et al., 2004] демонстрируют высокое генетическое сходство. Первые генетически более сходны с украинцами в среднем (D=0.014), чем западные украинцы, исследованные в настоящей работе (D=0.019), а вторые более отличаются от украинцев в среднем

(D=0.031). Некоторое сходство украинцев из [Kharkov et al., 2004] и изученной нами западноукраинской популяции связано с высокой частотой в популяции из [Kharkov et al., 2004] гаплогруппы R(xR1a) (0.096), приближающейся к максимальной у украинцев частоте R(xR1a) в западной популяции (0.123).

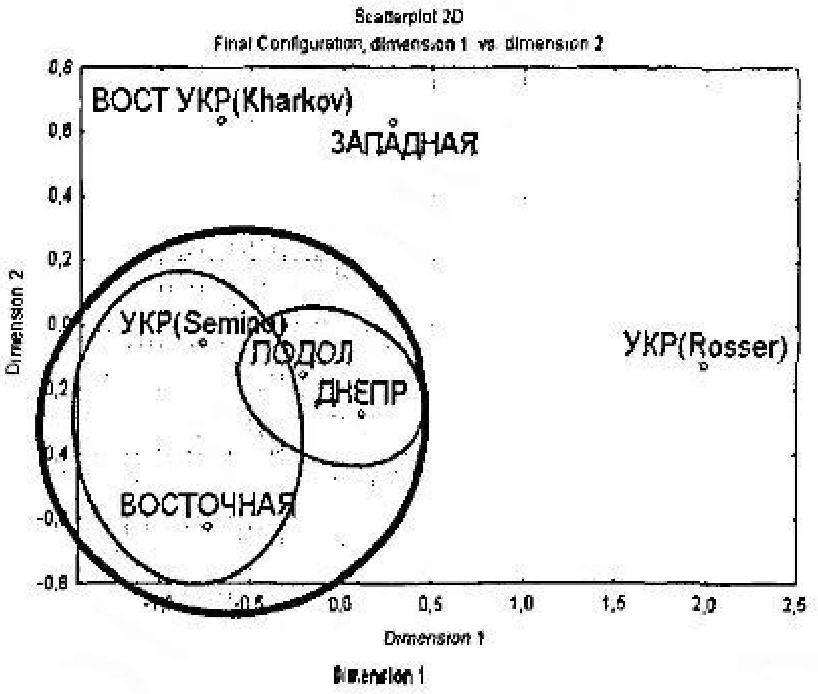

Рисунок 16. Диаграмма многомерного шкалирования расстояний между изученными и представленными в литературе украинскими популяциями по маркерам NRY[5]

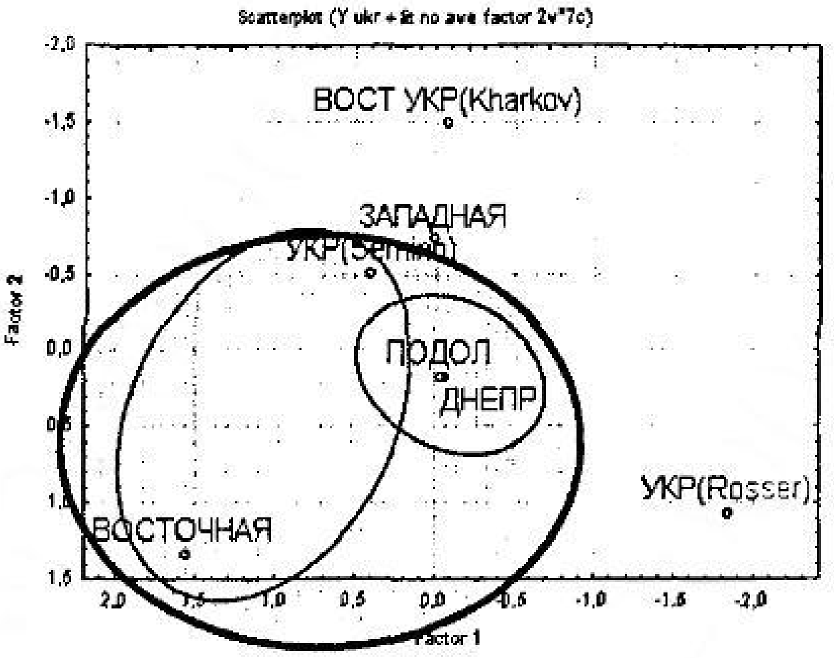

Рисунок 17. Положение изученных нами и представленных в литературе украинских популяций в координатах двух главных факторов изменчивости маркеров NRY[6]

Примечания:
Использованы те же обозначения, что и на рис. 13. Красным и зеленым контурами обведены кластеры популяций, отобразившиеся на дендрограммах, построенных двумя разными методами (рис. 14 и рис. 15).

Литературные данные не привлекаются к дальнейшему межпопуляционному анализу, поскольку лишь одна из популяций из литературных данных [Kharkov et al., 2004] представляет субэтническое подразделение (весьма нечетко определенное). К тому же, данные об этой популяции не позволяют выделить частоту гаплогруппы I, поскольку авторами этой работы не проанализировали определяющий эту гаплогруппу маркер M170. Частота же гаплогруппы I чрезвычайно важна для проводимого исследования: только в Восточной Европе, ее частота меняется от 0.00 до 0.42. Наконец, изученные нами популяции состоят из индивидов, в трех поколениях происходящих из определенного этнического подразделения украинцев. Это исключает наличие в выборке индивидов, оказавшихся в популяции в результате недавней миграции (см. главу 2.2 «Методы экспедиционного обследования»).

---

[5] Коэффициент стресса диаграммы равен 0.001

[6] Два первых главных фактора изменчивости охватывают 60.9 % общей вариации.

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.1.1.

В изученных украинских популяциях обнаружено 19 гаплогрупп NRY. Частота гаплогрупп R1a, I1b, E3b1, N3 и I1a превышает 5%. Сравнение украинских популяций методами генетических расстояний (визуализация с помощью дендрограмм и многомерного шкалирования) и факторного анализа показало, что по маркерам NRY наибольшую генетическую специфичность проявляют западные украинцы (за счет частот R1a и R1b3). Подольские, днепровские и восточные украинцы проявляют генетическое сходство. Наиболее генетически близкой к украинцам в среднем является днепровская популяция. Продемонстрировано хорошее генетическое сходство изученных нами украинских популяций и литературных данных.

3.1.2. Положение генофонда украинцев среди населения Европы по маркерам Y хромосомы

Задача настоящего раздела – выявление народов Европы, к которым наиболее генетически близки украинцы по маркерам NRY. Она решена с помощью генетических расстояний [Nei, 1975]. Дальнейший анализ проведен двумя методами – кластерного и картографического анализа.

Генетические расстояния от украинцев по маркерам NRY

На основе данных о частотах гаплогрупп NRY в популяциях Европы (глава 2.5 «Составление баз данных по полиморфизму Y хромосомы мтДНК и аутосомных ДНК маркеров») получена матрица генетических расстояний (D_{Nei}) между ними (приложение 6). Все изученные украинские популяции проявляют наибольшее генетическое схоство друг с другом (D<0.048) и с кубанскими казаками (D<0.033). Западные украинцы генетически близки к словенцам (D=0.027), словакам (D=0.034), южным белорусам (D=0.048). Генетическое расстояние по частотам гаплогрупп NRY от словенцев до других украинских популяций составляет не менее 0.088. Генетическое сходство западных украинцев с чехами (D=0.075) и венграми (D=0.056) также значительно больше чем других украинцев (D>0.164 и D>0.156, соответственно). Днепровские, подольские и восточные украинцы генетически более близки к южным белорусам (D<0.023), юго-западным русским (D<0.038). Восточные и подольские украинцы близки к сорбам, полякам и северным белорусам (D<0.048). Подольские украинцы также близки к западным русским (D=0.040) и словакам (D=0.049).

Украинцы в контексте генофонда Европы по маркерам NRY (кластерный анализ)

Для выявления генетически близких популяций построены две дендрограммы: Уорда и средней связи. На рис. 18 представлена дендрограмма, выполненная методом средней связи; диаграмма, выполненная методом Уорда, представлена в приложении 7.

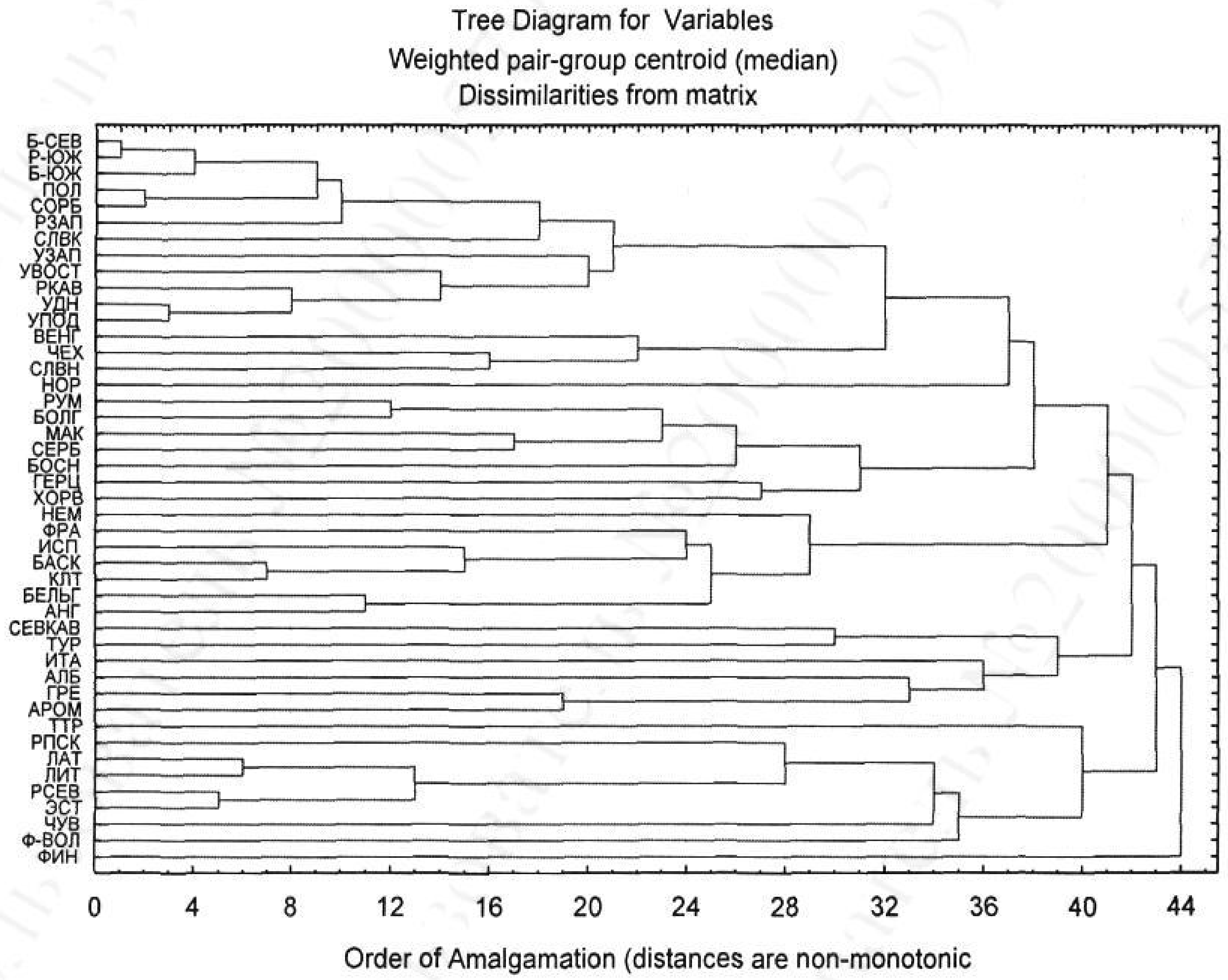

Рисунок 18. Дендрограмма генетических расстояний по маркерам NRY между популяциями Европы

Примечания:
На диаграмме использованы буквенные обозначения популяций, приведенные в табл. 17.

Использование двух дендрограмм позволяет выявить наиболее устойчивые кластеры популяций, которые присутствуют на них обеих. Устойчивые кластеры, выявленные по маркерам NRY, представлены в табл. 18.

Диаграмма многомерного шкалирования расстояний между привлеченными для сравнения популяциями представлена в приложении 8. Ее коэффициент стресса равен 0.141 (больше рекомендуемого 0.100), поэтому она может рассматриваться только как вспомогательная иллюстрация. Между тем, выявленные с помощью дендрограмм кластеры географически компактны и могут быть отображены на географической карте. Такое отображение представлено на рис. 19.

Таблица 17

Краткие буквенные обозначения популяций в анализе по частотам гаплогрупп NRY

НАРОД	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	КРАТКОЕ БУКВЕННОЕ ОБОЗНАЧЕНИЕ
албанцы	албанцы	АЛБ
англичане	англичане	АНГ
аромуны	аромуны	АРОМ
баски	баски	БАСК
белорусы	Северные белорусы (Витебская обл.)	Б-СЕВ
белорусы	южные белорусы (Бобруйский р-н, Гомельская обл., Брестская обл.)	Б-ЮЖ
бельгийцы	бельгийцы	БЕЛЬГ
болгары	болгары	БОЛГ
боснийцы	боснийцы	БОСН
венгры	венгры	ВЕНГ
герцеговинцы	герцеговинцы	ГЕРЦ
греки	греки	ГРЕ
ирландцы, шотландцы	кельтоязычные народы	КЛТ
испанцы	испанцы	ИСП
итальянцы	итальянцы	ИТА
кабардинцы	кабардинцы	СЕВКАВ
коми, мари, удмурты	финноязычные народы поволжья (коми, мари, удмурты)	Ф-ВОЛ
латыши	латыши	ЛАТ
литовцы	литовцы	ЛИТ
македонцы	македонцы	МАК
немцы	немцы	НЕМ
нидерландцы	нидерландцы	ГОЛЛ
норвежцы	норвежцы	НОР
поляки	поляки	ПОЛ
румыны	румыны	РУМ
русские	западные русские (Тверская, Смоленская обл.)	РЗАП
русские	кубанские казаки	РКАВ
русские	русские Псковской области	РПСК
русские	северные русские (Костромская, Архангельская, Вологодская обл.)	РСЕВ
русские	русские юга центральной России (Белгородская, Курская, Орловская, Воронежская обл.)	Р-ЮЖ
сербы	сербы	СЕРБ
словаки	словаки	СЛВК
словенцы	словенцы	СЛВН
сорбы	сорбы	СОРБ
татары	татары	ТТР
турки	турки	ТУР
финны	финны	ФИН
французы	французы	ФРА
хорваты	хорваты	ХОРВ
чехи	чехи	ЧЕХ
украинцы	западные украинцы	УЗАП
украинцы	подольские украинцы	УПОД
украинцы	днепровские украинцы	УДН
украинцы	восточные украинцы	УВОСТ
чуваши	чуваши	ЧУВ
эстонцы	эстонцы	ЭСТ

Таблица 18

Устойчивые группы европейских популяций, выявленные при сравнении дендрограмм генетических расстояний по маркерам NRY

Суперкластер 1	**Кластер 1.1**	**Субкластер 1.1.1**	северные белорусы, южные белорусы, поляки, юго-западные русские, западные русские, сорбы
		Субкластер 1.1.2	**восточные украинцы, днепровские украинцы, западные украинцы, подольские украинцы**, кубанские казаки
		вне субкластеров	русские Псковской области, словаки
	Кластер 1.2	венгры, словенцы, чехи	
	Вне кластеров	норвежцы	
Суперкластер 2	**Кластер 2.1**	болгары, боснийцы, македонцы, румыны, сербы	
	Кластер 2.2	герцеговинцы, хорваты	
Суперкластер 3	**Кластер 3.1**	латыши, литовцы	
	Кластер 3.2	северные русские, эстонцы	
	Вне кластеров	финны, финноязычные народы Поволжья.	
Суперкластер 4	**Кластер 4.1**	англичане, бельгийцы	
	Кластер 4.2	баски, испанцы, кельтоязычные народы, французы	
	Вне кластеров	немцы	
Суперкластер 5	**Кластер 5.1**	албанцы, аромуны, греки, итальянцы	
	Кластер 5.2	кабардинцы, турки	
Вне суперкластеров	татары, чуваши		

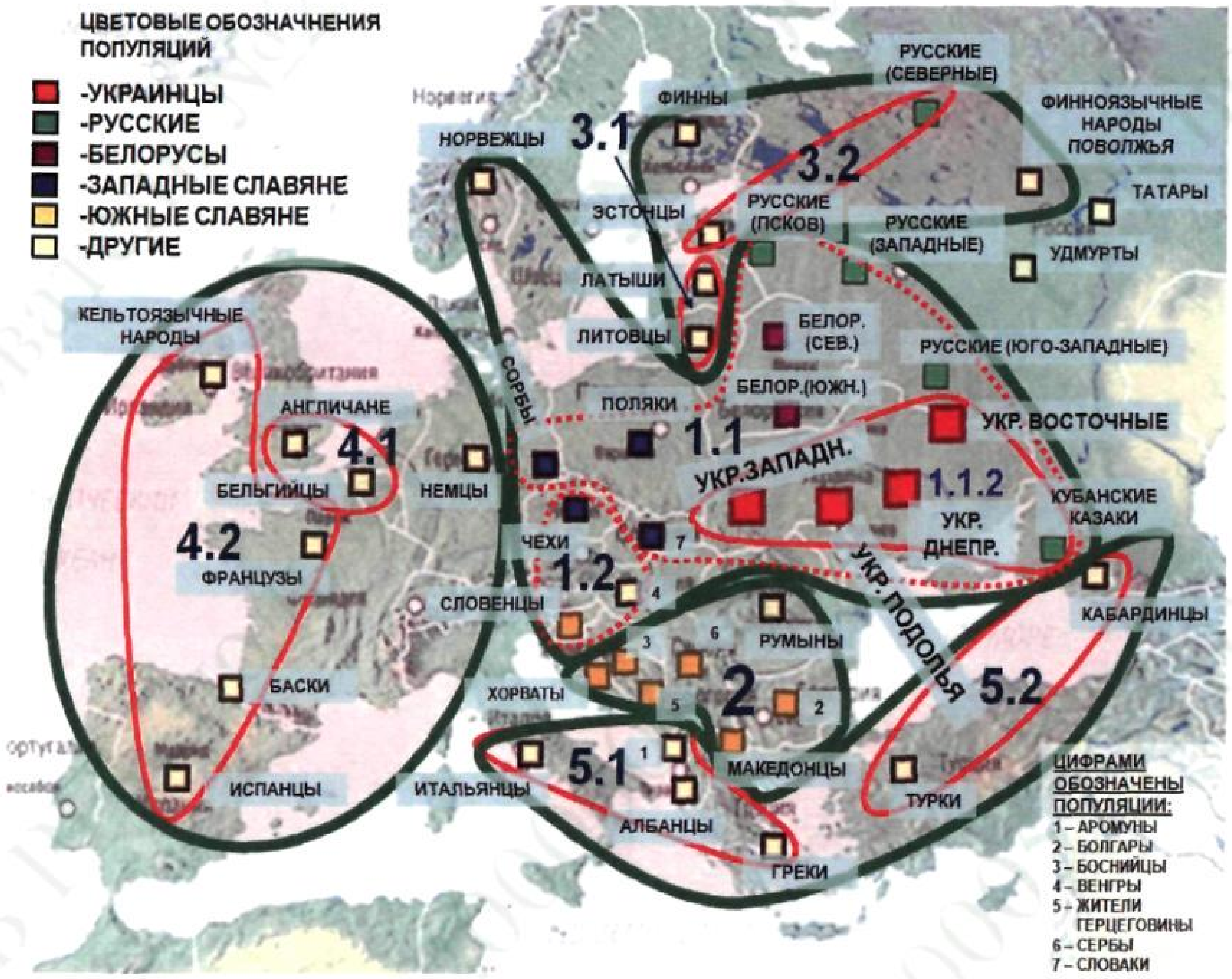

Рисунок 19. Отображение суперкластеров и кластеров популяций, выявленных с помощью дендрограмм, на географической карте по маркерам Y хромосомы

Примечания:
Зеленые контуры соответствуют суперкластерам, красные – кластерам или субкластерам, синие номера – их номерам в табл. 18. Обозначения популяций: УКР. ВОСТОЧНЫЕ – восточные, УКР. ДНЕПР. – днепровские, УКР. ПОДОЛЬЯ – подольские, УКР. ЗАПАДН. – западные украинцы; БЕЛОР. (СЕВ.) – северные, БЕЛОР. (ЮЖН.) – южные белорусы. Во избежание информационной перегрузки на рисунке не обведен кластер 1.1.1, в который входят белорусы, поляки, сорбы, западные и юго-западные русские.

На карте ярко выражено сходство украинских популяций по гаплогруппам NRY в первую очередь друг с другом. Как будет показано ниже, такое четкое выделение украинских популяций в единый отдельный субкластер выявляется исключительно по маркерам NRY. Украинцы образуют общий кластер с кубанскими казаками, который наиболее генетически близок к населению обширной территории, ограничивающей этнический ареал украинцев с севера: к белорусам, западным и юго-западным русским, полякам и сорбам (субкластер 1.1.1), а также к словакам и русским Псковской области [Пшеничнов и др., 2007]. Для этого населения характерна высокая частота гаплогруппы R1a (0.47-0.63), в отличие от остального населения Европы (не выше 0.39). Как будет показано ниже, генетическая близость украинцев с этим населением, расположенным на более северных территориях, проявляется по всем системам маркеров.

Вхождение кубанских казаков в «украинский» субкластер объясняется историей происхождения кубанского казачества (см. главу 1.1): кубанское казачье войско было сформировано при участии этнического компонента, происходящего от Черноморского казачьего войска (бывшей Запорожской Сечи), а также Кавказского линейного казачьего войска, по происхождению – донских казаков. Впоследствии на Кубань особенно интенсивно переселялось население южных регионов России. Генетическое сходство кубанских казаков с украинцами, таким образом, может отражать и возможное общее сходство русского населения Южной России с украинцами, которое пока что сложно проверить. Кубанские казаки наиболее генетически близки к подольским украинцам (D=0.007), в сходной мере удалены от западных и днепровских украинцев (D=0.020 и 0.016) и наиболее генетически удалены от восточных украинцев (D=0.033).

В «этническом окружении» украинцев выявляются два «центра притяжения», мера генетической близости с которыми и определяет внутриэтническую структуру украинского генофонда по маркерам NRY, выявленную в разделе 3.1.1 («Сопоставление украинских популяций по маркерам Y хромосомы») и заключающуюся во взаимном сходстве трех наиболее восточных популяций и некотором отличии от них западных украинцев. Первый из «центров притяжения» – более северные популяции кластера 1.1, к которым генетически тяготеют три наиболее восточные украинские популяции (подольские, днепровские и восточные украинцы). Они показывают большее, чем западные украинцы, сходство с южными белорусами (D<0.023), юго-западными русскими (D<0.038), сорбами (0.034<D<0.058) (соответствующие значения D для западных украинцев равны 0.048; 0.080; 0.074). Генетическая близость южных белорусов, представляющих в настоящем анализе собственно Полесье, и украинцев закономерна в силу важной роли древнего населения Полесья в формировании современного украинского населения. Но территориальный охват кластера 1.1 гораздо шире. Следовательно, генофонд Y хромосом украинцев (причем в большей мере – подольских, днепровских и восточных) несет признаки взаимодействия с генетически относительно однородным (по маркерам NRY) населением обширной северной территории, включающей как Полесье, так и Польшу, северную Белоруссию и запад исторического этнического ареала русских.

Второй «центр притяжения» – кластер 1.2: чехи, словенцы, венгры. По результатам анализа в разделе «Генетические расстояния от украинцев» настоящей главы (см. выше), западные украинцы больше тяготеют именно к этой группе популяций, хотя и остаются генетически сходны и с популяциями кластера 1.1 и, прежде всего – с другими

украинцами. Большее сходство западных украинцев с еще более западными популяциями Европы может быть отчасти связано с тем, что западно-украинская выборка происходит с территории, с XIII века по 1939 год бывшей в составе таких держав как Венгрия, Польша, Речь Посполитая, Австрия и Австро-Венгрия. Однако, западные украинцы генетически ближе к словенам и словакам (D=0.027 и 0.034), чем к венграм (D=0.056) и к полякам (D=0.055). Вероятно, наблюдаемая картина имеет и более древние корни и связана с исторически сложившейся (возможно, в силу прежде всего территориальной близости) большей связью населения северного Прикарпатья с более юго-западными территориями.

Несмотря на географическую близость с украинцами, южнославянские популяции и румыны по маркерам NRY не демонстрируют с ними генетической близости. По генетическим расстояниям они образуют отдельную группу (суперкластер 2). Другие народы Европы – балтские, абхазо-адыгские, финноязычные, романские, кельтские и германские, а также северные русские и тюркоязычные народы Поволжья и Малой Азии оказываются относительно генетически удалены от украинцев.

Общий вид карты на рис. 19 предполагает высокую связь сходства популяций по NRY с их географической близостью: на карте популяции, близкие по NRY, близки и географически, а их кластеры на карте не перекрываются, имеют четко очерченные ареалы. С другой стороны, **генетически близки популяции, близкие также и по языку.** Так, один крупный кластер включает почти исключительно западных и восточных славян, другой – почти исключительно южнославянские народы. В главе 3.4.1 «Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров» действительно показана высокая, причем оцененная уже количественными методами, связь разнообразия гаплогрупп NRY с языковым разнообразием и с географическими расстояниями.

Карта генетических расстояний от украинцев по маркерам NRY

Наряду с кластерным анализом, проведен картографический анализ генетических расстояний от украинцев. На рис. 20 представлена синтетическая карта генетических расстояний от украинцев до популяций Западной Евразии по частотам гаплогрупп NRY. Территории, население которых генетически близко к украинцам (расстояния малы), окрашены в ярко синие тона. По мере нарастания генетических различий тона становятся все теплее (см. шкалу) и максимальные расстояния от украинцев обозначены коричневыми тонами гор.

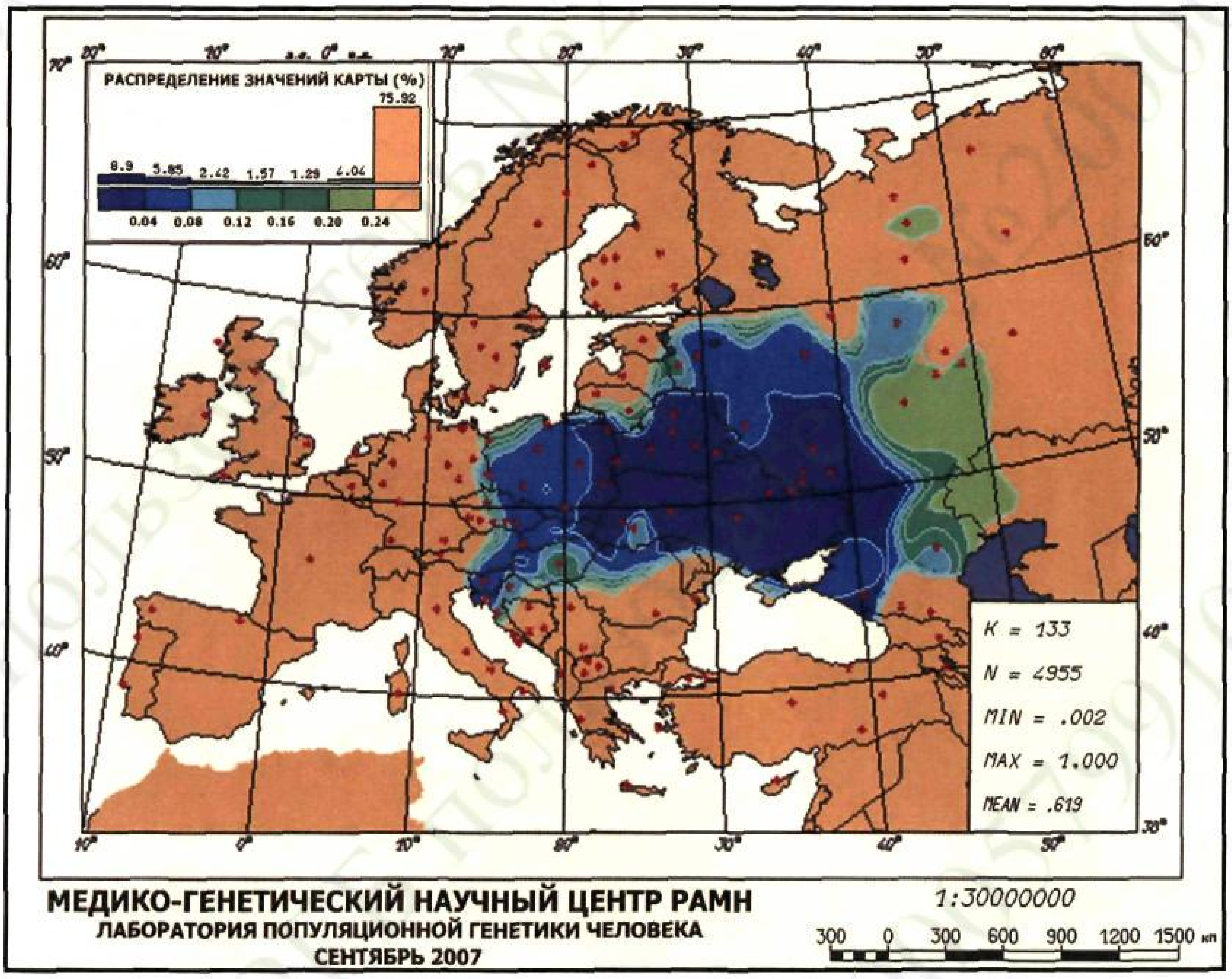

Рисунок 20. Генетические расстояния от украинцев по частотам гаплогрупп NRY

Примечания: красными точками (K) отмечены популяции, по которым построена карта, N – суммарная численность ин-дивидов, MIN, MAX и MEAN – минимальное, максимальное и среднее значения расстояний для всей карты. Территории, население которых генетически близко к украинцам (расстояния малы), окрашены в ярко синие тона. Максимальные расстояния от украинцев обозначены коричневыми тонами.

На карте расстояний по маркерам NRY еще четче, чем в кластерном анализе (рис. 19), проявляется сходство украинцев с ближайшими северными соседями. Интервал наименьших генетических отличий от украинцев (обозначенный на рисунке ярко-синими тонами) охватывает, кроме украинцев, также белорусов, юго-западных русских, поляков (в особенности – восточных). Следующий интервал шкалы (светло-синие тона) показывает, что к украинцам также генетически близки западные и северо-западные русские, словаки, словенцы, восточные чехи. Названные выше популяции включают всех восточных и западных славян, которые вовлечены в анализ, за исключением северных русских и западных чехов. Эти популяции занимают на карте непрерывный ареал, имеющий четкие «генетические границы» (сохраняющиеся и при смене шкалы карты). Население этой области, таким образом, обладает общими генетическими особенностями в отношении частот гаплогрупп NRY.

Как и в кластерном анализе, в отличие от восточных и западных славян, южнославянские народы не входят в область генетического сходства с украинцами.

Два вида анализа – кластерный и картографический – служат взаимной проверкой выявляемым закономерностям: **по маркерам NRY генофонд украинцев составляет часть четко очерченного массива генетически близких популяций, охватывающего западно- и восточнославянские народы** (за исключением северных русских и западных чехов). Внутри этого массива, **наиболее выражена генетическая близость украинского населения с белорусами, юго-западными русскими и восточными поляками.**

<u>**КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.1.2.**</u>

По частотам восьми гаплогрупп NRY проведен сравнительный анализ 46 европейских популяций (включая украинцев), представляющих народы Европы. Использован анализ с помощью генетических расстояний, кластерный анализ с визуализацией кластеров генетически сходного нанесения на географической карте и картографический анализ.

Результаты разных типов анализа совпадают. Показана высокая степень генетической общности украинского генофонда по маркерам NRY: все украинские популяции группируются в составе единого кластера, в который больше не входят никакие другие популяции, кроме кубанских казаков. Выявляется генетическое сходство украинцев с белорусами, поляками и юго-западными русскими. Хоть и в несколько меньшей степени, к украинцам также генетически близки остальные западные и восточные славяне (кроме северных русских и западных чехов). Показанное в разделе 3.1.1 генетическое своеобразие западных украинцев связано с их несколько меньшим сходством с этими популяциями и несколько большим генетическим сходством с чехами, венграми и словенцами.

РГБ

3.2. Генофонд украинцев по маркерам митохондриальной ДНК

Выше были рассмотрены результаты исследования по маркерам NRY, отражающим историю популяции по отцовской линии наследования. Вторая система однородительских маркеров – мтДНК, отражающая историю генофонда по материнской линии наследования.

3.2.1. Сравнение украинских популяций по маркерам мтДНК

Частоты гаплогрупп мтДНК

Как и для маркеров NRY, каждый образец мтДНК можно отнести к той или иной гаплогруппе. Сравнение популяций по частотам гаплогрупп мтДНК проводится теми же методами, что и по частотам гаплогрупп NRY, что обеспечивает сопоставимость результатов по двум системам генетических маркеров.

Нами был проведен подробный анализ частот гаплогрупп мтДНК, который позволил выявить 34 гаплогруппы мтДНК в украинских популяциях. Из них 19 гаплогрупп встречаются с частотой более 1% у украинцев в среднем (средняя частота гаплогруппы у украинцев вычисляется невзвешенным усреднением частоты каждой гаплогруппы в четырех исследованных нами популяциях). Частоты гаплогрупп мтДНК в изученных популяциях украинцев представлены на www.genofond.ru в разделе «базы данных».

Диаграмма распределения частот гаплогрупп мтДНК в изученных популяциях представлена на рис. 21.

Гаплогруппы H(xH1,H2), T, H1, J1, U4, K, V, U5a1(xU5a1a)и HV встречаются с частотой более 5% хотя бы в одной из изученных популяций и являются наиболее характерными для украинских популяций. В качестве минорного компонента присутствуют также гаплогруппы, частота которых в средней украинской популяции превышает 1%: U5b1, W, H2, I, U2e, N1b, X2, U5a(xU5a1), U3. Вместе все вышеперечисленные 19 гаплогрупп составляют 94,8% генофонда украинцев (средней украинской популяции).

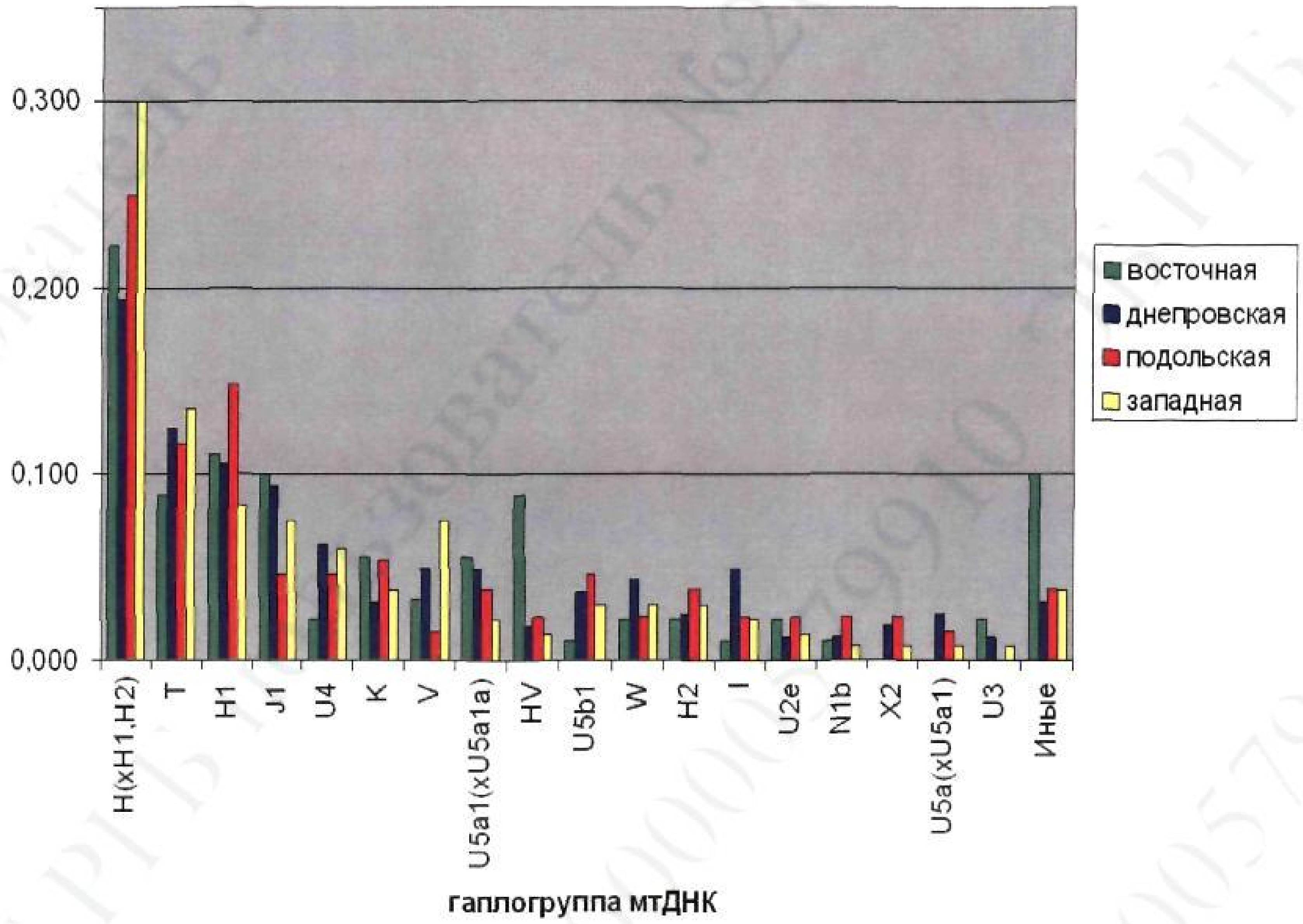

Рисунок 21. Частоты галпогрупп мтДНК в изученных украинских популяциях

Примечание:
Группа «иные» объединяет гаплогруппы, средняя частота которых меньше 1%. Названия гаплогрупп определяются в соответствии с [Maca-Meyer et al., 2001; Herrnstadt et al., 2002; Kivisild et al., 2002; Kong et al., 2003; Maca-Meyer et al., 2003a, 2003б; Behar et al., 2004; Kivisild et al., 2004; Loogvali et al., 2004; Maliarchuk et al., 2004; Quintana-Murci et al, 2004; Tambets et al.,2004; Maliarchuk et al., 2006].

Гаплотипы мтДНК, выявленные в изученных украинских популяциях

Гаплотипы мтДНК – отдельные варианты мтДНК, характеризуемые по последовательности ГВС1 и кодирующей части мтДНК (см. главу 1.3.2 «Маркеры митохондриальной ДНК»). Группа родственных гаплотипов мтДНК составляет гаплогруппу. Таким образом, гаплогруппы мтДНК, частоты которых исследовались выше, состоят из отдельных гаплотипов мтДНК. Частоты четырнадцати гаплотипов превышают 1% у украинцев в среднем по четырем популяциям и приведены в табл. 19.

CRS – «кембриджская последовательность мтДНК». В общепринятой форме записи полиморфизмов в мтДНК записывают только нуклеотиды, которые на данном участке отличаются от CRS. Отсутствия отличий принято обозначать записью «CRS» (см. главу 2.4 «Методы молекулярно-генетического анализа»).

Часть наиболее частых у украинцев гаплотипов мтДНК имеет сходный ареал распространения. Это гаплотипы, принадлежащие гаплогруппам H1, H2 и H(xH1,H2), гаплотип «069-126» гаплогруппы J1, варианты «126-294-296-304» и «126-163-186-189-294» гаплогруппы T, вариант «129-172-223-311-391» гаплогруппы I. Все эти варианты

наиболее распространены в Европе, но встречаются и в окружающих ее регионах. Сходное распространение имеет вариант «224-311» гаплогруппы K и варианты «126-294-296» и «126-294-304» гаплогруппы T, но они более распространены в Западной Европе. [Sajantila et al., 1995, 1996; Richards et al., 1996, 2000; Macaulay et al., 1999; Pfeiffer et al., 1999; Baasner et al., 2000; Comas et al., 2000, 2004; Helgasson et al., 2000; Bermisheva et al., 2002; Passarino et al., 2002; Dubut et al., 2004; Loogvali et al., 2004; McEvoy et al., 2004; Pereira et al., 2004, 2005; Zupanic et al., 2004; Babalini et al., 2005; Балановский не опубл.]

Таблица 19

Гаплотипы мтДНК, встречающиеся у украинцев в среднем с частотой более 1%

Гаплогруппа мтДНК	Последовательность ГВС1 (16024-16400)	Частота у украинцев
H(xH1,H2)	CRS	0.046
H1	CRS	0.039
J1	069-126	0.026
T	126-294-296-304	0.025
H(xH1,H2)	362	0.025
V	298	0.021
K	224-311	0.019
H(xH1,H2)	304	0.016
T	126-163-186-189-294	0.014
H2	CRS	0.012
J1	069-126-222	0.011
T	126-294-296	0.011
I	129-172-223-311-391	0.011
T	126-294-304	0.011

Примечания:

Номера позиций в ГВС1 уменьшены на 16000 для сокращения длины записи.

Одинаковая последовательность ГВС1 может соответствовать разным гаплотипам, различающимся по маркерам кодирующей части мтДНК и, таким образом, относящимся к разным гаплогруппам мтДНК (см. главу 1.3.2 «Маркеры митохондриальной ДНК»).

Гаплотипы представлены в порядке убывания частоты среди украинцев в среднем.

Вариант «069-126-222» гаплогруппы J1 обнаружен в выборках, представляющих определенный этнос, всего 6 раз: у немцев, поляков, итальянцев и греков [Richards et al., 1996; Vernesi et al., 2001, 2002; Малярчук и др., 2002]. Это единственный из наиболее частых у украинцев гаплотипов, который был встречен лишь в одной из четырех обследованных нами выборок, но сразу у четырех индивидов. Мы предполагаем, что высокая частота этого гаплотипа связана с действием генного дрейфа, поскольку он встречается только у восточных украинцев, причем только в одной из двух основных обследованных локальностей Белгородской области (см. главу 2.3 «Материалы, собранные в ходе экспедиционных обследований»).

Вариант «298» гаплогруппы V наиболее распространен в Восточной Европе, хотя встречается и в Западной Европе [Bermisheva et al., 2002; Gonzalez 2003; Maca-Meyer 2003a; Dubut 2004; Malyarchuk 2004; Babalini 2005; Pliss 2005; Bogaszi-Szabo 2006; Балановский не опубл.].

Таким образом, наиболее распространенные у украинцев гаплотипы мтДНК типичны для населения Европы в целом, и лишь некоторые отдельные линии в большей степени характерны для Восточной или для Западной Европы.

Генетические расстояния между украинскими популяциями

Восточная и западная выборки составлены из нескольких локальных выборок меньшего порядка (см. главу 2.3 «Материалы, собранные в ходе экспедиционных обследований»). Численности этих локальных «подвыборок» не позволяют провести их раздельный анализ на надежном уровне. Хотя «подвыборки», входящие в состав восточной и западной выборок, малочисленны, анализ генетических расстояний, полученных при их раздельном анализе, служит дополнительным обоснованием необходимости объединения «подвыборок» в восточную и западную выборки и представляет методический интерес. Результаты этого анализа представлены в приложении 9.

В табл. 20 приведены генетические расстояния между четырьмя популяциями украинцев, а также средней украинской выборкой по полному набору изученных гаплогрупп мтДНК (34 гаплогруппы).

Таблица 20

Генетические расстояния (DNei) между популяциями украинцев по частотам полного набора гаплогрупп мтДНК (34 гаплогруппы)

	восточная	днепровская	подольская	западная	средняя
восточная	-	0.079	0.073	0.086	0.036
днепровская	0.079	-	0.052	0.053	0.022
подольская	0.073	0.052	-	0.053	0.019
западная	0.086	0.053	0.053	-	0.021
средняя	0.036	0.022	0.019	0.021	-

По генетическим расстояниям построены дендрограммы (рис. 22 и 23), диаграмма многомерного шкалирования (рис. 24).

Проведен анализ главных факторов изменчивости. На рис. 25 представлена диаграмма положения украинских популяций в координатах двух главных факторов (охватывают 75.2% общей изменчивости).

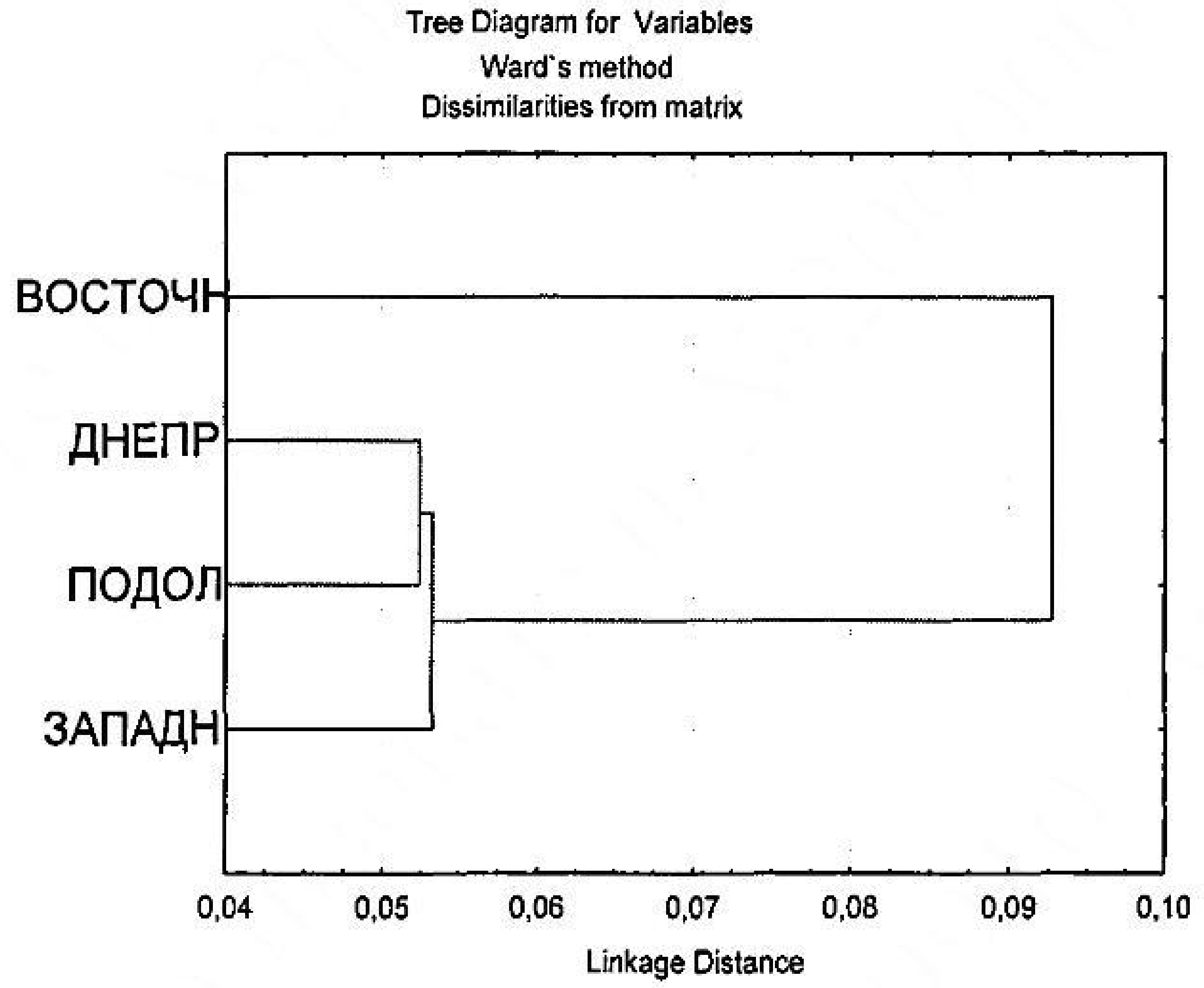

Рисунок 22. Дендрограмма генетических расстояний по маркерам мтДНК между изученными украинскими популяциями (метод Уорда)

Примечание:

Условные обозначения выборок: ВОСТОЧН – восточная; ДНЕПР – днепровская; ЗАПАДН – западная; СРЕДН – средняя; ПОДОЛ – подольская.

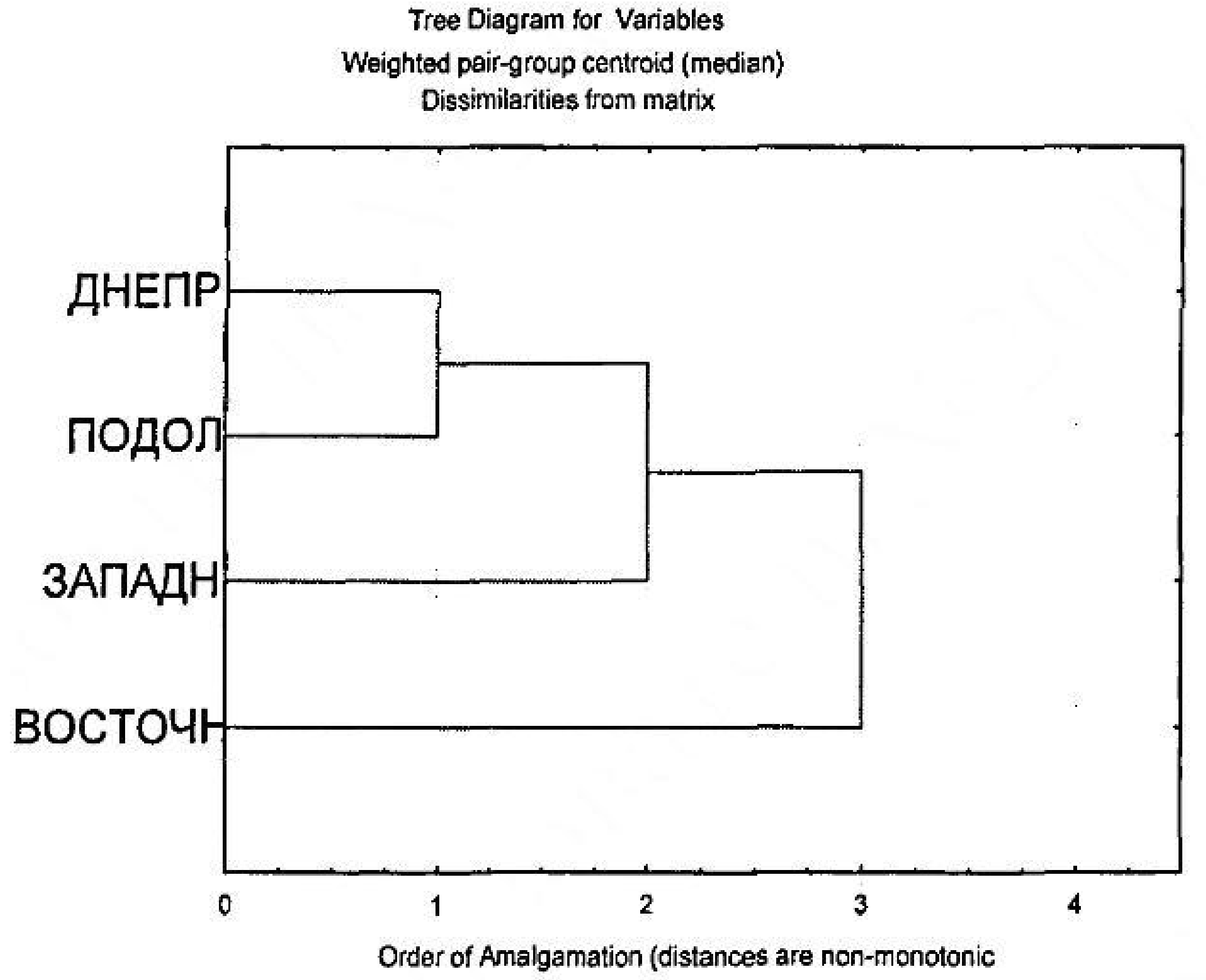

Рисунок 23. Дендрограмма генетических расстояний по маркерам мтДНК между изученными украинскими популяциями (метод средней связи)

Примечание:

Условные обозначения выборок: ВОСТОЧН – восточная; ДНЕПР – днепровская; ЗАПАДН – западная; СРЕДН – средняя; ПОДОЛ – подольская.

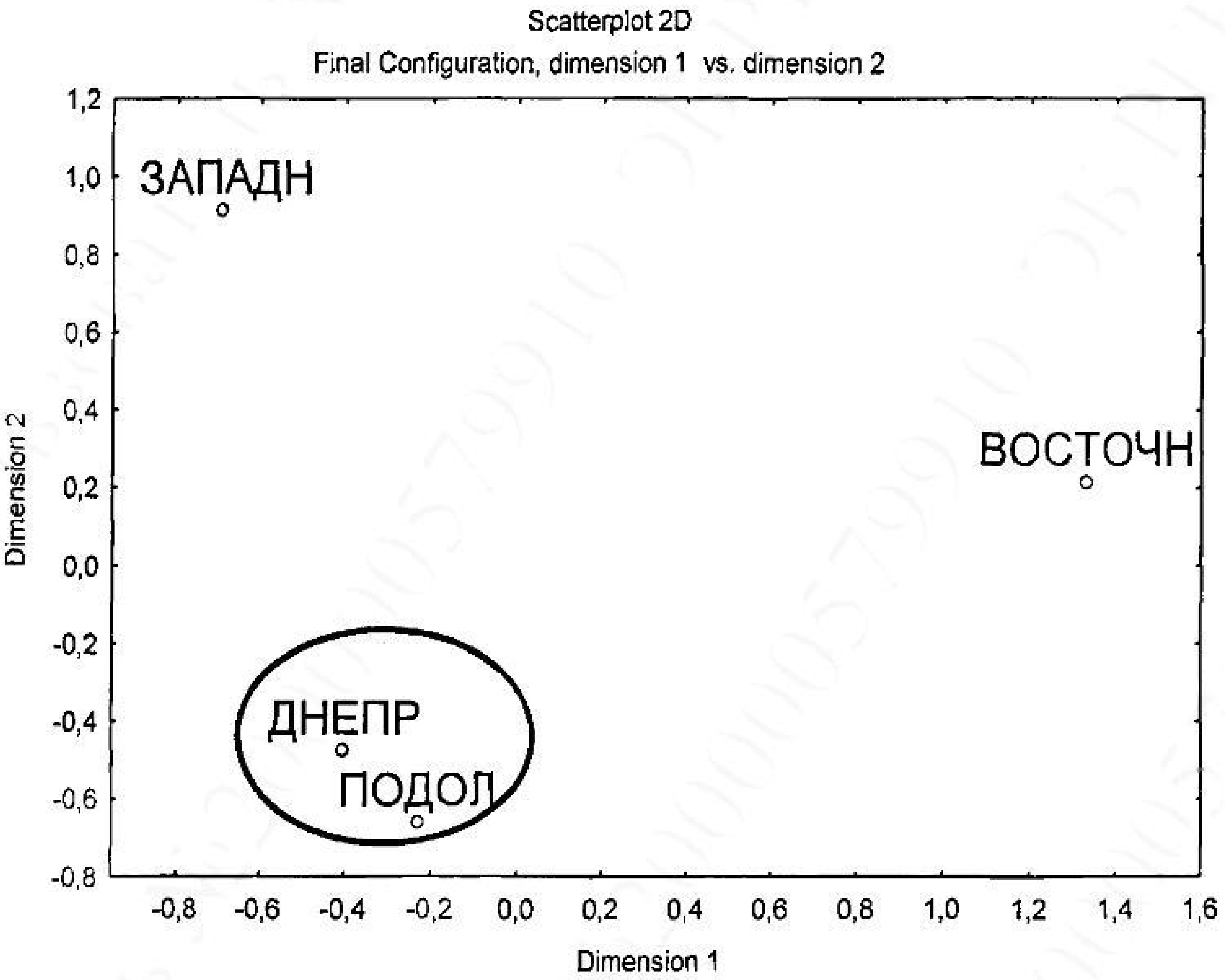

Рисунок 24. Диаграмма многомерного шкалирования расстояний между украинскими популяциями по мтДНК[7]

Примечания:
Условные обозначения выборок: ВОСТОЧН – восточная; ДНЕПР – днепровская; ЗАПАДН – западная; СРЕДН – средняя; ПОДОЛ – подольская. Красными овалами обведен кластер, включающий две генетически наиболее близкие популяции: подольских и днепровских украинцев.

Генетические расстояния по мтДНК (табл. 20) демонстрируют незначительный размах (расстояния от 0.052 до 0.086 между четырьмя изученными популяциями). Для сравнения, максимальное и минимальное расстояния между четырьмя украинскими популяциями по маркерам NRY различаются в 3 раза: от D=0.016 до D=0.042. Поэтому выявленная кластеризация выборок по маркерам мтДНК, хотя и совпадает на двух дендрограммах, имеет более размытый характер.

Так же, как и по данным о частотах гаплогрупп NRY, наблюдается генетическое сходство двух центральных популяций – днепровской и подольской (на рис. 24 и 25 обведены красным контуром). Однако, в отличие от маркеров NRY, по мтДНК к этим двум центральным популяциям генетически близкой оказалась не восточная, а западно-украинская популяция (генетические расстояния между подольской, днепровской и западной популяциями – от D=0.052 до D=0.053). От этой группы несколько отдалена восточная выборка, генетически более близкая к подольской (0.073) и менее – к западной

[7] Коэффициент стресса = 0.000.

(0.086). Своеобразие восточных украинцев проявляется и на уровне частот гаплогрупп, в пониженной частоте T, U4, повышенной частоте HV (рис. 21).

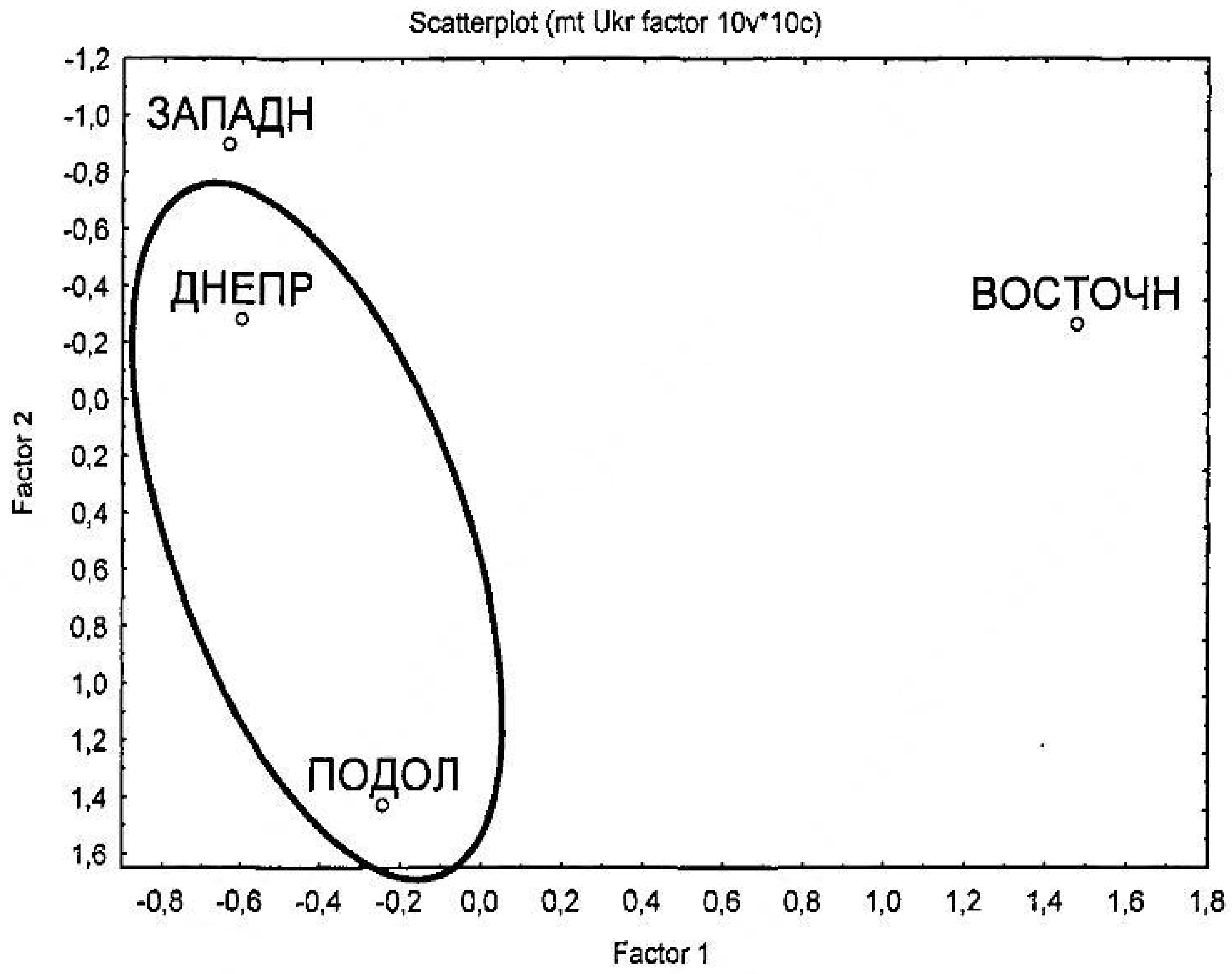

Рисунок 25. График положения изученных популяций в координатах двух главных факторов изменчивости украинского генофонда по мтДНК[8]

Примечания:
Условные обозначения выборок: ВОСТОЧН – восточная; ДНЕПР – днепровская; ЗАПАДН – западная; СРЕДН – средняя; ПОДОЛ – подольская. Красными овалами обведен кластер, включающий две генетически наиболее близкие популяции: подольских и днепровских украинцев.

Сравнение с литературными данными

В литературе данные о мтДНК украинцев представлены в [Maliarchuk et al., 2001; Малярчук и др., 2002]. Судя по частотам гаплогрупп мтДНК и происхождению образцов ДНК в этих публикациях, данные из первой публикации [Maliarchuk et al., 2001] входят в состав данных второй статьи [Малярчук и др., 2002], поэтому сравнение изученных в настоящей работе популяций проводится только с данными из работы Малярчука 2002 года. Выборка из этой работы включает 36 украинцев, родившихся в Магаданской области (Россия), и украинцев, образцы у которых собраны в Николаевской области (Украина) и которые происходят из разных областей Украины. Разделить данные об этих двух областях по информации, приведенной в публикации, невозможно.

[8] Два отображенных на графике фактора охватывают 75.2 % изменчивости.

Таблица 21

Частоты гаплогрупп мтДНК в [Малярчук и др., 2002]

Гаплогруппа мтДНК	[Малярчук и др., 2002]
	(N=36)
H	0.417
U(xK)	0.167
T	0.083
J	0.083
K	0.083
V	0.056
W	0.028
X	0.028
иные	0.056

Примечание:
Гаплогруппы идут в порядке убывания частоты у украинцев в среднем (за исключением группы «иные», идущей в последней строке).

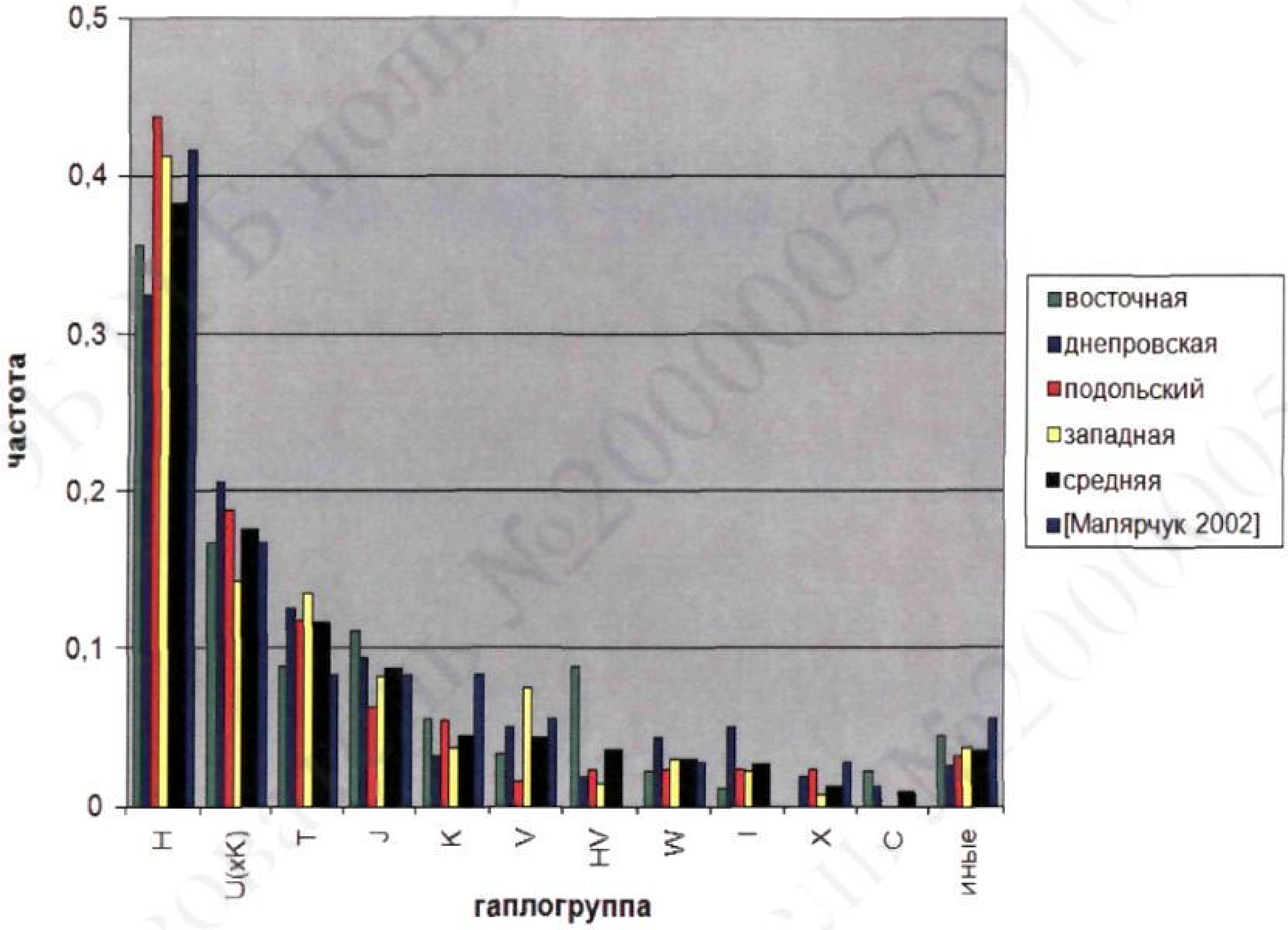

Рисунок 26. Сравнение частот гаплогрупп мтДНК в популяциях настоящей работы и в украинской популяции, представленной в литературе [Малярчук и др., 2002]

Примечание:
Гаплогруппы, встречающиеся только в одной из изученных популяций, объединены с группой «иные».

В указанном источнике подробность определения гаплогрупп мтДНК значительно ниже, чем в настоящей работе, поэтому для возможности сопоставления данных для изученных автором популяций были объединены гаплогруппы: H(xH1,H2), H1 и H2

объединены в «H», U2e, U3, U4, U5a(xU5a1), U5a1(xU5a1a), U5a1a, U5b(xU5b1,U5b2), U5b1, U5b2 и U8a объединены в «U(xK)», J1 и J2 объединены в «J», X2 и X объединены в «X», L2a, N1b, N9a, pre-HV1, pre-HV2, pre-pre-V, pre-V и R(xB, J, T,U, pre-HV1, pre-HV2) объединены в «иные». В результате вместо 34 гаплогрупп мтДНК (наши данные) мы можем провести сравнение с литературными данными лишь по 16 гаплогруппам. Частоты гаплогрупп в [Малярчук и др, 2002] представлены в табл. 21.

На рис. 26 приводится диаграмма распределения частот гаплогрупп мтДНК в изученных выборках в сравнении с литературными данными [Малярчук и др., 2002]. Для разгрузки диаграммы гаплогруппы A, D, G и M10, которые встречаются только в одной из изученных популяций, на рисунке также включены в группу «иные».

Чтобы оценить степень различий между обследованными популяциями и литературными данными, получены оценки генетических расстояний (D_{Nei}) между соответствующими выборками (табл. 22). В [Малярчук и др., 2002] представлены данные всего о 36 человеках, что в значительной мере придает оценкам расстояний приблизительный характер.

Таблица 22

Генетические расстояния (Nei) между изученными нами популяциями украинцев, средней украинской популяцией (собственные данные) и популяцией из литературы [Малярчук и др., 2002]

	восточная	днепровская	подольская	западная	средняя	[Малярчук 2002]
восточная	-	0.035	0.028	0.034	0.014	0.033
днепровская	0.035	-	0.028	0.029	0.013	0.041
подольская	0.028	0.028	-	0.015	0.007	0.013
западная	0.034	0.029	0.015	-	0.009	0.018
средняя	0.014	0.013	0.007	0.009	-	0.015
[Малярчук 2002]	0.033	0.041	0.013	0.018	0.015	-

Как следует из оценки генетических расстояний, выборка из [Малярчук и др., 2002] генетически близка к изученным в настоящей работе подольской и западной популяциям (D=0.013 и D=0.018). Она в большей степени отличается от восточной (D=0.033) и днепровской (D=0.041) выборок. Но такую картину сложно интерпретировать: популяция из [Малярчук и др., 2002] наиболее из всех рассматриваемых выборок удалена от украинцев в среднем. Нельзя исключить, что такие отличия от украинцев в среднем – результат малочисленности выборки. Это ведет к смещению оценок генетических расстояний. Другая возможная причина – происхождение части выборки за пределами исторически сложившегося этнического ареала украинцев. Весь комплекс причин – малый объем выборки (36 человек), необходимость резкого снижения спектра анализируемых гаплогрупп (16 вместо 34), происхождение части выборки вне этнического ареала

объединены в «H», U2e, U3, U4, U5a(xU5a1), U5a1(xU5a1a), U5a1a, U5b(xU5b1,U5b2), U5b1, U5b2 и U8a объединены в «U(xK)», J1 и J2 объединены в «J», X2 и X объединены в «X», L2a, N1b, N9a, pre-HV1, pre-HV2, pre-pre-V, pre-V и R(xB, J, T,U, pre-HV1, pre-HV2) объединены в «иные». В результате вместо 34 гаплогрупп мтДНК (наши данные) мы можем провести сравнение с литературными данными лишь по 16 гаплогруппам. Частоты гаплогрупп в [Малярчук и др, 2002] представлены в табл. 21.

На рис. 26 приводится диаграмма распределения частот гаплогрупп мтДНК в изученных выборках в сравнении с литературными данными [Малярчук и др., 2002]. Для разгрузки диаграммы гаплогруппы A, D, G и M10, которые встречаются только в одной из изученных популяций, на рисунке также включены в группу «иные».

Чтобы оценить степень различий между обследованными популяциями и литературными данными, получены оценки генетических расстояний (D_{Nei}) между соответствующими выборками (табл. 22). В [Малярчук и др., 2002] представлены данные всего о 36 человеках, что в значительной мере придает оценкам расстояний приблизительный характер.

Таблица 22

Генетические расстояния (Nei) между изученными нами популяциями украинцев, средней украинской популяцией (собственные данные) и популяцией из литературы [Малярчук и др., 2002]

	восточная	днепровская	подольская	западная	средняя	[Малярчук 2002]
восточная	-	0.035	0.028	0.034	0.014	0.033
днепровская	0.035	-	0.028	0.029	0.013	0.041
подольская	0.028	0.028	-	0.015	0.007	0.013
западная	0.034	0.029	0.015	-	0.009	0.018
средняя	0.014	0.013	0.007	0.009	-	0.015
[Малярчук 2002]	0.033	0.041	0.013	0.018	0.015	-

Как следует из оценки генетических расстояний, выборка из [Малярчук и др., 2002] генетически близка к изученным в настоящей работе подольской и западной популяциям (D=0.013 и D=0.018). Она в большей степени отличается от восточной (D=0.033) и днепровской (D=0.041) выборок. Но такую картину сложно интерпретировать: популяция из [Малярчук и др., 2002] наиболее из всех рассматриваемых выборок удалена от украинцев в среднем. Нельзя исключить, что такие отличия от украинцев в среднем – результат малочисленности выборки. Это ведет к смещению оценок генетических расстояний. Другая возможная причина – происхождение части выборки за пределами исторически сложившегося этнического ареала украинцев. Весь комплекс причин – малый объем выборки (36 человек), необходимость резкого снижения спектра анализируемых гаплогрупп (16 вместо 34), происхождение части выборки вне этнического ареала

(Магадан), наибольшие отличия от среднеукраинской выборки – вынуждает нас исключить эту выборку из дальнейшего анализа.

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.2.1.

В украинских популяциях обнаружено 34 гаплогруппы мтДНК. Наиболее часты гаплогруппы H(xH1,H2), T, H1, J1 (более 5%). 15 гаплогрупп встречаются с частотой от 1 до 5%: U4, K, V, U5a1(xU5a1a), HV, U5b1, W, H2, I, U2e, N1b, X2, U5a(xU5a1) и U3. Гаплотипы мтДНК, встречающиеся у украинцев с частотой более 1%, распространены у населения Европы и соседних с ней регионов.

Как и по маркерам NRY, по мтДНК показана большая генетическая близость подольских и днепровских украинцев. Но если по маркерам NRY к ним наиболее близки восточные украинцы, то по мтДНК – западные. Своеобразие восточных украинцев по маркерам мтДНК связано с пониженной частотой гаплогрупп T, U4 и повышенной частотой гаплогруппы HV.

По сравнению с маркерами NRY, группирование популяций по сходству генофонда мтДНК менее устойчиво.

3.2.2. Митохондриальный генофонд украинцев в контексте населения Европы

Аналогично анализу, проведенному для маркеров NRY, по мтДНК анализ генетических различий между популяциями Европы проводится с помощью генетических расстояний (D_{NEI}). На их основе проводится кластерный и картографический анализ.

В связи с некоторыми особенностями разнообразия мтДНК в Европе (о которых будет сказано ниже), сначала проводится кластерный анализ, и лишь затем – непосредственный анализ генетических расстояний от украинцев (а не наоборот, как это было сделано для маркеров NRY).

Кластерный анализ по максимальному спектру европейских популяций (мтДНК)

Проведено сравнение украинцев с популяциями Европы по частотам гаплогрупп мтДНК (информация о базе данных по маркерам мтДНК – в главе 2.5 «Составление баз данных по полиморфизму Y хромосомы мтДНК»). Для сравнения также привлечены турки, представляющие население Малой Азии. Далее в тексте все сравниваемые популяции называются для краткости европейскими популяциями, хотя и включают турок.

На основе частот гаплогрупп мтДНК вычислена матрица генетических расстояний между популяциями, вовлеченными в анализ. Матрица представлена в приложении 10 и визуализирована с помощью дендрограмм по методу Уорда и методу средней связи, представленных в приложении 11. Краткие буквенные обозначения популяций на этих дендрограммах, а также на дендрограммах рис .28 и 29 представлены в табл. 23.

Результаты многомерного шкалирования расстояний и факторного анализа изменчивости мтДНК не приводятся: анализ с помощью многомерного шкалирования не дал позитивного результата, поскольку коэффициент стресса у трехмерной диаграммы превышает рекомендуемый максимум 0.100 [Дерябин, 2001]. Диаграмма же факторного анализа в координатах трех главных факторов охватила лишь 32.8% генетической изменчивости по мтДНК, что не достаточно для отражения реального сходства сравниваемых популяций. Использован более подходящий в данном случае способ анализа данных: выявление наиболее устойчивых кластеров популяций путем сопоставления двух дендрограмм (см. аналогичный анализ изменчивости NRY).

При сравнительном анализе двух дендрограмм расстояний по мтДНК, по сравнению с результатами анализа по NRY, выявляется гораздо меньшее количество кластеров, которые одинаково проявились на обеих дендрограммах. Список этих кластеров приведен в табл. 24.

Обращает на себя внимание тот факт, что лишь часть из этих кластеров имеет некоторый непрерывный ареал в географическом пространстве, а именно, кластеры II, III, IV и VI (отображены на географической карте на рис. 27). Во-вторых, лишь одна украинская популяция попадает в устойчивый кластер, но и он не имеет непрерывной географической локализации (кластер I). Кластеры V, VII и VIII также не имеют четкой пространственной локализации. Например, кластер V, включает, наряду с северными русскими и эстонцами, также хорватов и испанцев, и объединение в один кластер таких разных по происхождению популяций требует своего объяснения.

Самое большое генетическое расстояние по мтДНК в проведенном анализе (D=0.284) в 76 раз превышает минимальное расстояние (D=0.004). Аналогичное соотношение для расстояний по маркерам NRY – 1046 раз. Иными словами, размах генетических расстояний в Европе по маркерам NRY и мтДНК различается более чем на порядок: изменчивость расстояний между популяциями по мтДНК в 14 раз меньше, чем по Y хромосоме. Чтобы не опираться только на столь условную сравнительную оценку размаха генетических расстояний, в главе 3.4.1 «Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров» проведен сравнительный анализ генетического

Таблица 23

Краткие буквенные обозначения популяций в анализе по частотам гаплогрупп мтДНК

НАРОД	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	БУКВЕННЫЙ КОД
адыги и кабардинцы	Абхазо-адыгские народы	СЕВКАВ
албанцы	Албанцы	АЛБ
англичане	Англичане	АНГ
аромуны	Аромуны	АРОМ
баски	Баски	БАСК
белорусы	Северные белорусы (Витебская обл.)	Б-СЕВ
белорусы	Южные белорусы (Гомельская и Брестская обл.)	Б-ЮЖ
болгары	Болгары	БОЛГ
боснийцы	Боснийцы	БОСН
венгры	Венгры	ВЕНГ
греки	Греки	ГРЕ
ирландцы и шотландцы	Кельтоязычные народы	КЛТ
испанцы	Испанцы	ИСП
итальянцы	Итальянцы	ИТА
коми пермяки, коми зыряне, мари, мордва, удмурты	Финноязычные народы Поволжья	Ф-ВОЛ
латыши	Латыши	ЛАТ
немцы	Немцы	НЕМ
норвежцы	Норвежцы	НОР
поляки	Поляки	ПОЛ
румыны	Румыны	РУМ
русские	Западные русские (Смоленская обл.)	РЗАП
русские	Кубанские казаки (Адыгея)	РКАВ
русские	Русские Псковской обл.	РПСК
русские	Северные русские (Костромская, Архангельская обл.)	РСЕВ
русские	Русские юга центральной России (Белгородская и Орловская обл.)	Р-ЮЖ
сербы	Сербы	СЕРБ
словаки	Словаки	СЛВК
словенцы	Словенцы	СЛВН
татары	Татары	ТТР
турки	Турки	ТУР
украинцы	западные украинцы	УЗАП
украинцы	подольские украинцы	УПОД
украинцы	днепровские украинцы	УДН
украинцы	восточные украинцы	УВОСТ
финны	Финны	ФИН
французы	Французы	ФРА
хорваты	Хорваты	ХОРВ
чехи	Чехи	ЧЕХ
чуваши	Чуваши	ЧУВ
эстонцы	Эстонцы	ЭСТ

Таблица 24

Устойчивые группы европейских популяций, выявленные при сравнении дендрограмм генетических расстояний по маркерам мтДНК

Кластер I	**Восточные украинцы**, венгры	
Кластер II	Субкластер I.1	Южные белорусы, юго-западные русские
	Вне субкластера	Западные русские, словаки
Кластер III	Русские Псковской области, северные белорусы	
Кластер IV	Словенцы, поляки, боснийцы	
Кластер V	Северные русские, эстонцы, хорваты, испанцы	
Кластер VI	Кельтоязычные народы, немцы, норвежцы	
Кластер VII	Сербы, англичане, греки	
Кластер VIII	Чехи, аромуны	

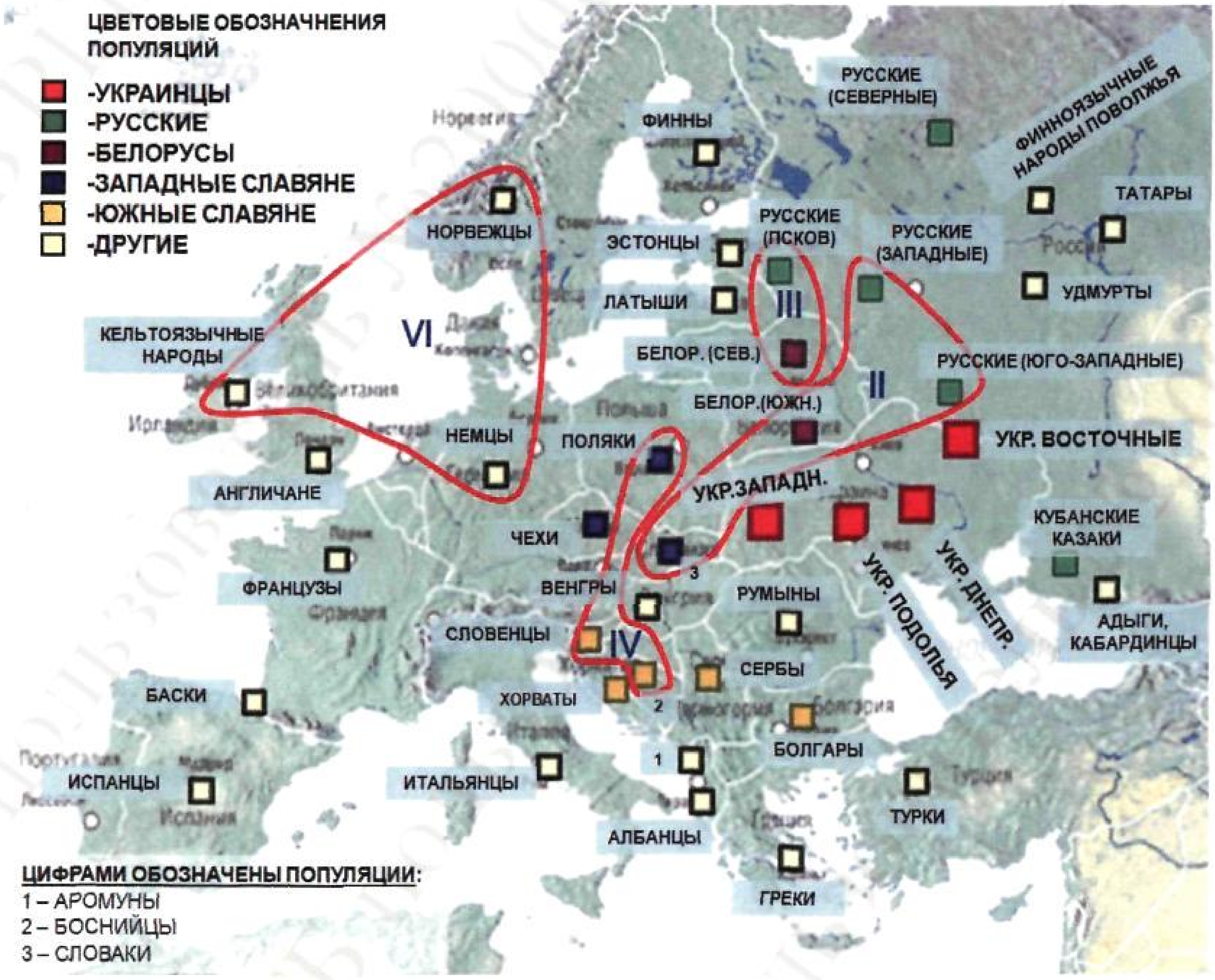

Рисунок 27. Положение на географической карте европейских популяций, сравниваемых по частотам гаплогрупп мтДНК, и кластеров, которые они образуют

Примечания:
Отображены кластеры сходных по маркерам мтДНК популяций (табл. 24), имеющие непрерывную географическую локализацию. Красные контуры, подписанные римскими цифрами, соответствуют нумерации кластеров в табл. 24. Обозначения популяций: УКР. ВОСТОЧНЫЕ – восточные, УКР. ДНЕПР. – днепровские, УКР. ПОДОЛЬЯ – подольские, УКР. ЗАПАДН. – западные украинцы; БЕЛОР. (СЕВ.) – северные, БЕЛОР. (ЮЖН.) – южные белорусы.

разнообразия маркеров NRY и мтДНК. Сейчас же сошлемся на один из выводов этой главы: по крайней мере, в масштабе Европы маркеры мтДНК не показывают такой высокой межпопуляционной дифференциации, как маркеры NRY. Этому соответствуют результаты анализа отдельных гаплотипов мтДНК (глава 3.2.1 «Сравнение украинских популяций по маркерам мтДНК»), по результатам которого наиболее типичные для украинцев варианты мтДНК выявляют самые общие генетические связи с популяциями Европы, и лишь в нескольких случаях – в большей степени с популяциями Восточной или Западной Европы.

Конечно, это, на первый взгляд, снижает методологическую ценность маркеров мтДНК для выявления межпопуляционной дифференциации. Однако полученные оценки отражают важнейшие объективные особенности митохондриального генофонда населения Европы – его большую, по сравнению с маркерами NRY, однородность, большее генетическое сходство между географически удаленными друг от друга популяциями (еще ярче это свойство разнообразия мтДНК проявится в картографическом анализе).

На фоне относительно небольших различий между популяциями по мтДНК, случайные флуктуации оценки генетических расстояний (в силу размера выборки, особенностей сбора генетического материала, характера протекания популяционных процессов в обследованном населении и т.д.) имеют больший эффект (по сравнению с разнообразием NRY), сильнее сказываются на величинах генетических расстояний, искажая их. Этим может объясняться и необычная группировка некоторых исторически и географически несвязанных популяций и разрывность ареала некоторых кластеров табл. 24.

Сравнительный анализ по сокращенному списку европейских популяций

Итак, методический подход, использованный в анализе разнообразия маркеров NRY, напрямую не дал позитивного результата: украинские популяции не оказались ни в одной из устойчивых групп, имеющих географическую приуроченность. Видимо, это связано с большей чувствительностью анализа генетических расстояний по мтДНК к случайным флуктуациям расстояний и генных частот. Для уменьшения этого «информационного шума», проведен дополнительный анализ генетических расстояний по мтДНК для более узкого круга популяций. Из анализа исключены популяции, расположенные географически далеко: баски, англичане, кельтоязычные народы, испанцы. Также из анализа исключены народы, генетически значительно отличающиеся от украинцев: абхазо-адыгские народы (адыги и кабардинцы), чуваши, турки и финны (расстояния до средней украинской популяции, соответственно, D=0.165; D=0.101;

D=0.065; D=0.050). Поскольку задача анализа – выявить наиболее генетически близкие к украинцам популяции, удаление из анализа этих генетически наиболее отличающихся от украинцев популяций не станет препятствием для ее решения.

Как и в анализе большего числа популяций, результаты многомерного шкалирования генетических расстояний и факторного анализа для меньшего круга популяций не дали удовлетворительного результата и не приводятся (коэффициент стресса диаграммы шкалирования даже в трех измерениях превышает 0.100, а три первых главных фактора охватывают лишь 33.6% генетический изменчивости по мтДНК в сравниваемых популяциях; такие показатели качества визуализации данных неприемлемы). Используются другие методы анализа.

На основе таблицы приложения 10 для обозначенного круга популяций построены дендрограммы методом Уорда и методом средней связи (рис. 28 и 29).

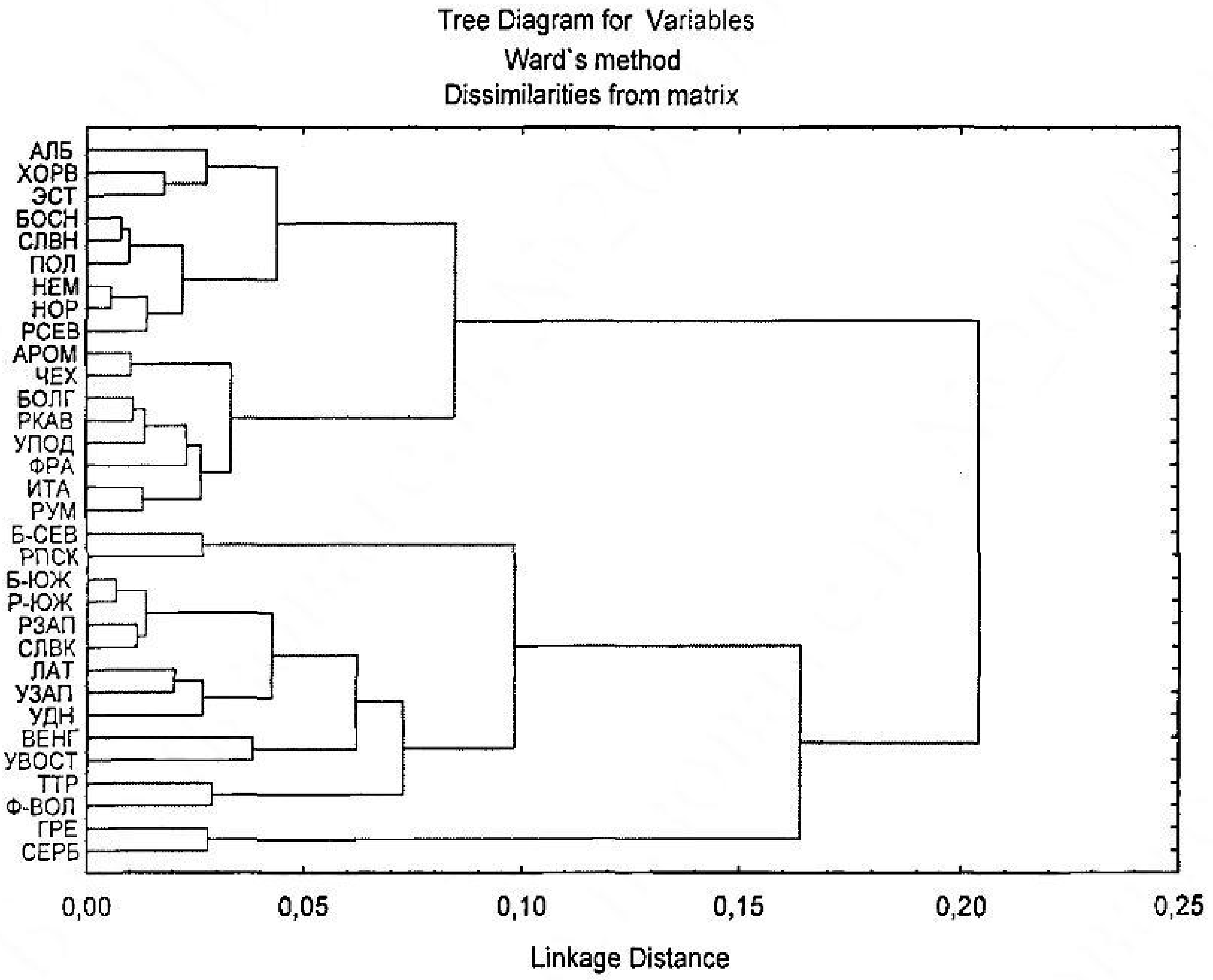

Рисунок 28. Дендрограмма генетических расстояний по мтДНК между популяциями Европы после исключения выборок, наиболее удаленных от украинцев генетически и географически (метод Уорда)

Примечания:
Буквенные обозначения популяций соответствуют представленным в табл. 23.

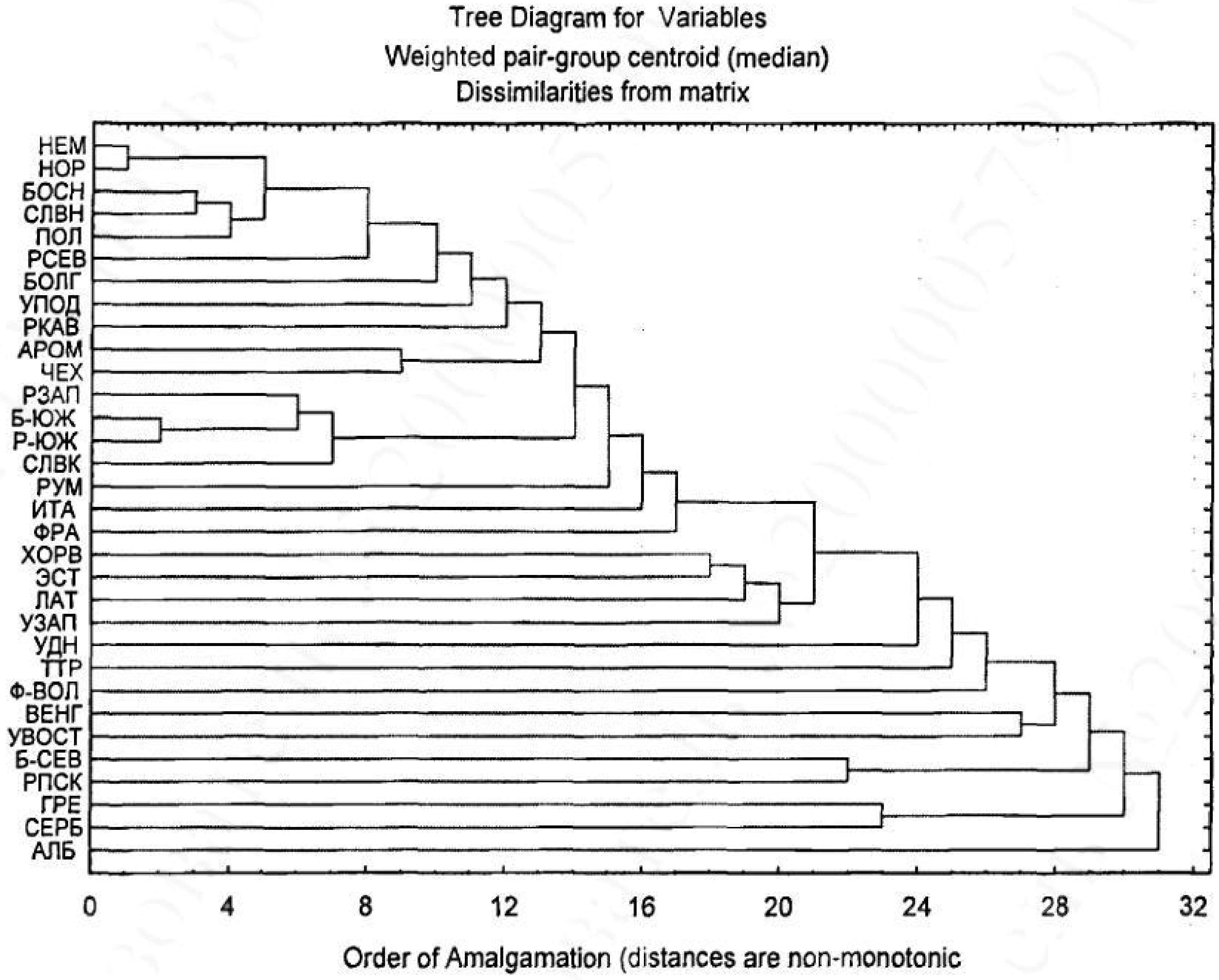

Рисунок 29. Дендрограмма генетических расстояний по мтДНК между популяциями западной Евразии после исключения выборок, наиболее удаленных от украинцев генетически и географически (метод средней связи)

Примечания:
Буквенные обозначения популяций соответствуют представленным в табл. 23.

Выявлены группы популяций, которые объединяются вместе на обеих дендрограммах. Эти объединения представлены в табл. 25.

Географически локализуемые объединения табл. 25 (т.е. группы II, III и группа IVa с ее основными подразделениями) отображены на географической карте (рис. 30). Стрелками отображены также две географически разрывные группы – группа I, включающая восточных украинцев и венгров, и группа VIa, включающая латышей и западных украинцев.

Таблица 25

Устойчивые группы европейских популяций, выявленные по более узкому кругу популяций при сравнении дендрограмм генетических расстояний по маркерам мтДНК

Суперкластер I	**восточные украинцы**, венгры		
Суперкластер II	Кластер II.1	южные белорусы, юго-западные русские	
	Вне кластеров	западные русские, словаки	
Суперкластер III	русские Псковской области, северные белорусы		
Суперкластер IVa	Кластер IVa.1	Субкластер IVa.1.1	словенцы, боснийцы, поляки
		Субкластер IVa.1.2	немцы, норвежцы
		Вне субкластеров	северные русские
	Кластер IVa.2	чехи, аромуны	
	Вне кластеров	**подольские украинцы**, кубанские казаки, болгары	
Суперкластер Va	хорваты, эстонцы		
Суперкластер VIa	**западные украинцы**, латыши		
Суперкластер VII	сербы, греки		
Вне суперкластеров	албанцы, **днепровские украинцы**, итальянцы, румыны, татары, финноязычные народы Поволжья, французы,		

Примечания:
Группы, не изменившие состав по сравнению с табл. 24, имеют ту же, что и в ней, нумерацию. Новые группы и группы, изменившие состав, имеют в названии букву «а»

Хотя часть кластеров не изменилась по сравнению с исходным вариантом анализа расстояний по мтДНК, главным результатом модификации анализа стала кластеризация трех из четырех выборок украинцев с другими популяциями (исходный вариант анализа дал кластеризацию только одной украинской популяции). Основная же особенность наблюдаемой картины в отношении украинцев и основное отличие от аналогичной картины, полученной для маркеров NRY – отсутствие единой устойчивой группы, в которую вошли бы все украинские популяции. В связи с этим, наиболее генетически близкими для каждой из четырех популяций украинцев оказываются несколько разные группы окружающего населения.

Прежде чем обобщить результаты кластерного анализа по мтДНК, мы провели анализ самой матрицы генетических расстояний от украинцев в Европе.

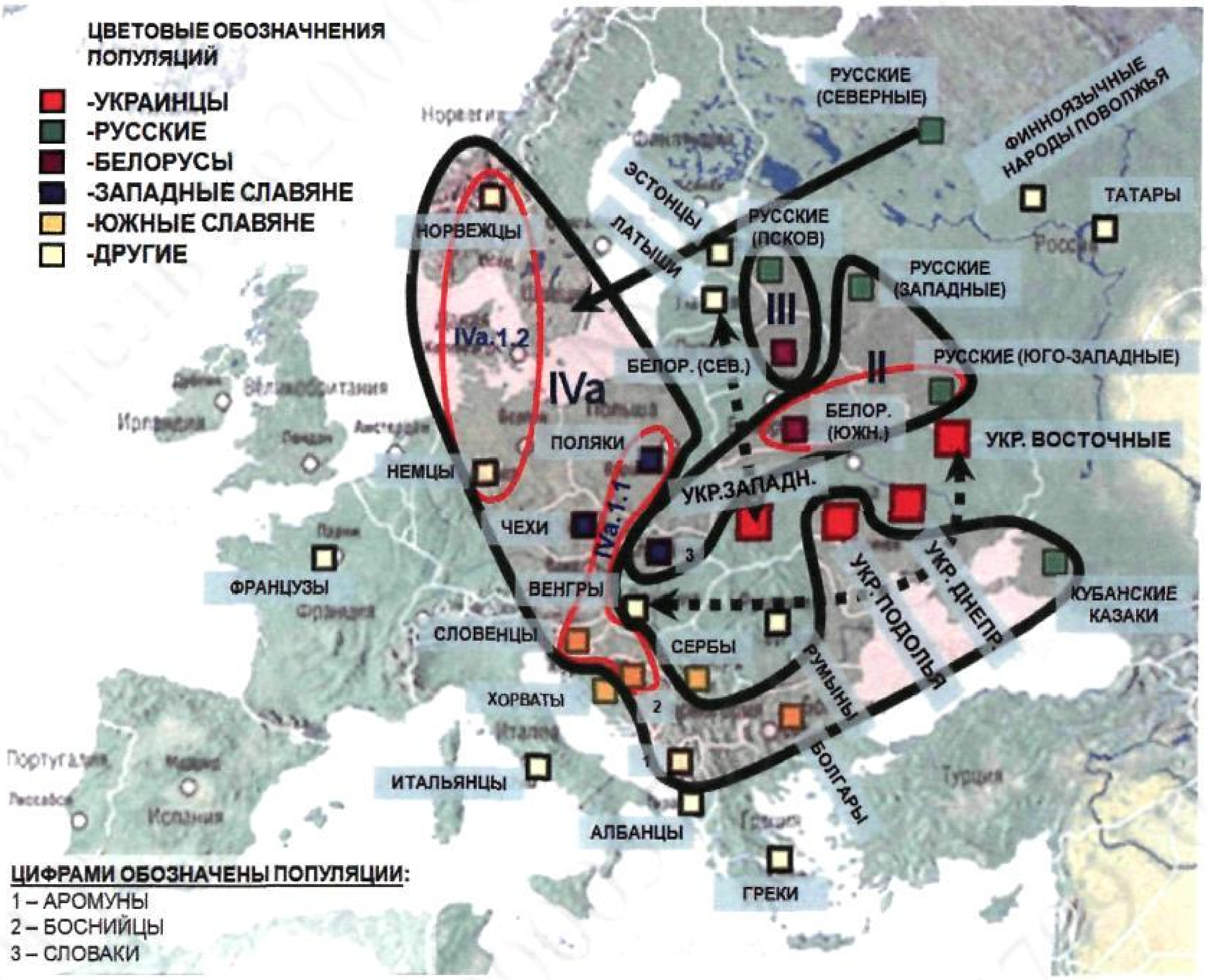

Рисунок 30.Отображение некоторых групп популяций табл. 25, выявленных по мтДНК, на географической карте Европы

Примечания:
Зеленые контуры соответствуют суперкластерам, красные – кластерам и субкластерам, синие номера – их обозначениям в табл. 25. Обозначения популяций: УКР. ВОСТОЧНЫЕ – восточные, УКР. ДНЕПР. – днепровские, УКР. ПОДОЛЬЯ – подольские, УКР. ЗАПАДН. – западные украинцы; БЕЛОР. (СЕВ.) – северные, БЕЛОР. (ЮЖН.) – южные белорусы. Зеленая непрерывная стрелка показывает, что северные русские относятся к кластеру IVa. Зеленые прерывистые стрелки указывают на популяции, входящие в один суперкластер, но разделенные географически (восточные украинцы и венгры – суперкластер I, латыши и западные украинцы – суперкластер VIa).

Генетические расстояния от украинцев по маркерам мтДНК

В табл. 26 приведены генетические расстояния от украинцев в по маркерам мтДНК (фрагмент матрицы приложения 10).

Важнейшее отличие от результатов, полученных для маркеров NRY (глава 3.1.2 «Положение генофонда украинцев среди населения Европы по маркерам Y хромосомы») таково: **по мтДНК каждая исследованная украинская популяция генетически близка не только к другим украинцам, но, прежде всего, к популяциям других народов.** Этому соответствуют результаты кластерного анализа, в котором по мтДНК изученные украинские популяции оказались в разных кластерах, включающих разные популяции

Таблица 26

Генетические расстояния по маркерам мтДНК между изученными украинскими популяциями и популяциями Европы

НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	УВОСТ	УДН	УПОД	УЗАП	СРЕДНЕЕ РАССТОЯНИЕ
юго-западные русские	**0.026**	**0.026**	**0.015**	**0.015**	**0.020**
кубанские казаки	0.031	**0.029**	0.014	0.030	**0.026**
южные белорусы	0.035	**0.030**	0.023	**0.018**	**0.026**
западные украинцы	0.043	**0.021**	0.018	-	**0.027**
латыши	0.047	**0.029**	0.016	**0.020**	**0.028**
подольские украинцы	0.038	**0.029**	-	**0.018**	**0.028**
западные русские	0.039	0.032	**0.019**	**0.024**	**0.029**
болгары	0.033	0.041	**0.012**	0.028	**0.029**
словаки	**0.029**	0.031	0.027	0.028	**0.029**
норвежцы	0.035	0.041	**0.017**	0.026	**0.030**
поляки	0.045	0.040	**0.012**	**0.022**	0.030
днепровские украинцы	0.043	-	0.029	**0.021**	0.031
румыны	0.031	0.038	0.024	0.031	0.031
итальянцы	0.033	0.045	0.022	0.030	0.032
немцы	0.037	0.052	**0.017**	0.031	0.034
чехи	0.038	0.041	0.022	0.038	0.035
кельтоязычные народы	0.037	0.051	0.023	0.033	0.036
аромуны	0.054	0.046	**0.019**	0.033	0.038
хорваты	0.041	0.059	**0.018**	0.034	0.038
венгры	0.038	0.041	0.042	0.033	0.039
татары	0.053	**0.029**	0.038	0.037	0.039
северные русские	0.048	0.063	**0.017**	0.032	0.040
финноязычные народы Поволжья	0.066	**0.029**	0.035	0.030	0.040
боснийцы	0.057	0.050	0.020	0.035	0.041
словенцы	0.051	0.052	0.025	0.037	0.041
восточные украинцы	-	0.043	0.038	0.043	0.041
французы	0.051	0.059	0.020	0.037	0.042
эстонцы	0.068	0.062	**0.018**	0.033	0.045
испанцы	0.054	0.070	0.026	0.033	0.046
северные белорусы	0.053	0.047	0.057	0.057	0.053
англичане	0.057	0.068	0.048	0.052	0.056
албанцы	0.074	0.083	0.031	0.054	0.061
финны	0.082	0.066	0.040	0.065	0.063
русские Псковской обл.	0.066	0.062	0.063	0.075	0.066
сербы	0.053	0.091	0.067	0.081	0.073
турки	0.060	0.085	0.079	0.081	0.077
греки	0.065	0.080	0.084	0.088	0.079
баски	0.104	0.130	0.047	0.073	0.088
чуваши	0.121	0.109	0.104	0.119	0.113
абхазо-адыгские народы	0.150	0.176	0.184	0.196	0.176

Примечания:

Представлен фрагмент таблицы в приложении 10 Обозначения изученных нами популяций: УВОСТ – восточные украинцы, УДН – днепровские украинцы, УПОД – подольские украинцы, УЗАП – западные украинцы. В последнем столбце – среднее расстояние до указанной популяции от четырех украинских популяций. Жирным шрифтом отмечены расстояния менее 0.020 для подольских украинцев, менее 0.025 для западных украинцев и менее 0.030 для восточных и днепровских украинцев и для средних расстояний.

Европы. Может проявляться генетическое сходство отдельных украинских популяций даже с населением достаточно далеко расположенных территорий, что, видимо, отражает общее сходство населения всего европейского региона по маркерам мтДНК.

Как указано выше, показатели генетического сходства популяций по мтДНК, видимо, сильнее зависят от случайных факторов, чем разнообразие NRY. Чтобы определить, с какими народами украинцы проявляют более устойчивое сходство, мы выявили группы населения, генетически близкие хотя бы двум исследованным украинским популяциям (табл. 26). Все четыре исследованные украинские популяции по мтДНК близки к юго-западным русским; все украинские популяции, кроме западных украинцев – к кубанским казакам; все кроме восточных – к латышам; западные и днепровские украинцы генетически сходны с южными белорусами; западные и подольские украинцы генетически близки к полякам и болгарам.

Таким образом, в отличие от расстояний по частотам гаплогрупп NRY, хотя бы некоторые украинские популяции проявляют генетическое сходство с южными славянами и с балтскими народами (латыши).

Возвращаясь, с учетом этих данных, к результатам кластерного анализа, мы обнаружили, что как и по NRY, по маркерам мтДНК разные группы украинцев в той или иной мере генетически близки к популяциям, расположенным севернее. По маркерам мтДНК выявлено сходство с юго-западными русскими и южными белорусами (кластер II), поляками, латышами. Однако если сходство с этим более северным населением по маркерам NRY было минимально для западных украинцев, которые тяготели к более западным народам Европы, то по мтДНК оно, напротив, максимально для подольских и западных украинцев, а минимально – для восточных (расстояния D_{NEI} от юго-западных русских, южных белорусов, поляков, латышей максимальны именно для восточных украинцев).

Карта генетических расстояний от украинцев по маркерам мтДНК

На рис. 31 представлена синтетическая карта генетических расстояний от украинцев по частотам гаплогрупп митохондриальной ДНК. Принцип чтения карты – тот же, что и на рис. 20.

В отличие от предыдущей карты, здесь выявляется обширнейшая область, население которой генетически сходно с украинцами. Эта область охватывает практически всю Европу, что соответствует составу рассмотренного выше (глава 3.2.1 «Сравнение украинских популяций по маркерам мтДНК») спектра наиболее частых у

украинцев гаплогрупп мтДНК, которые в то же время характерны для европейского региона в целом.

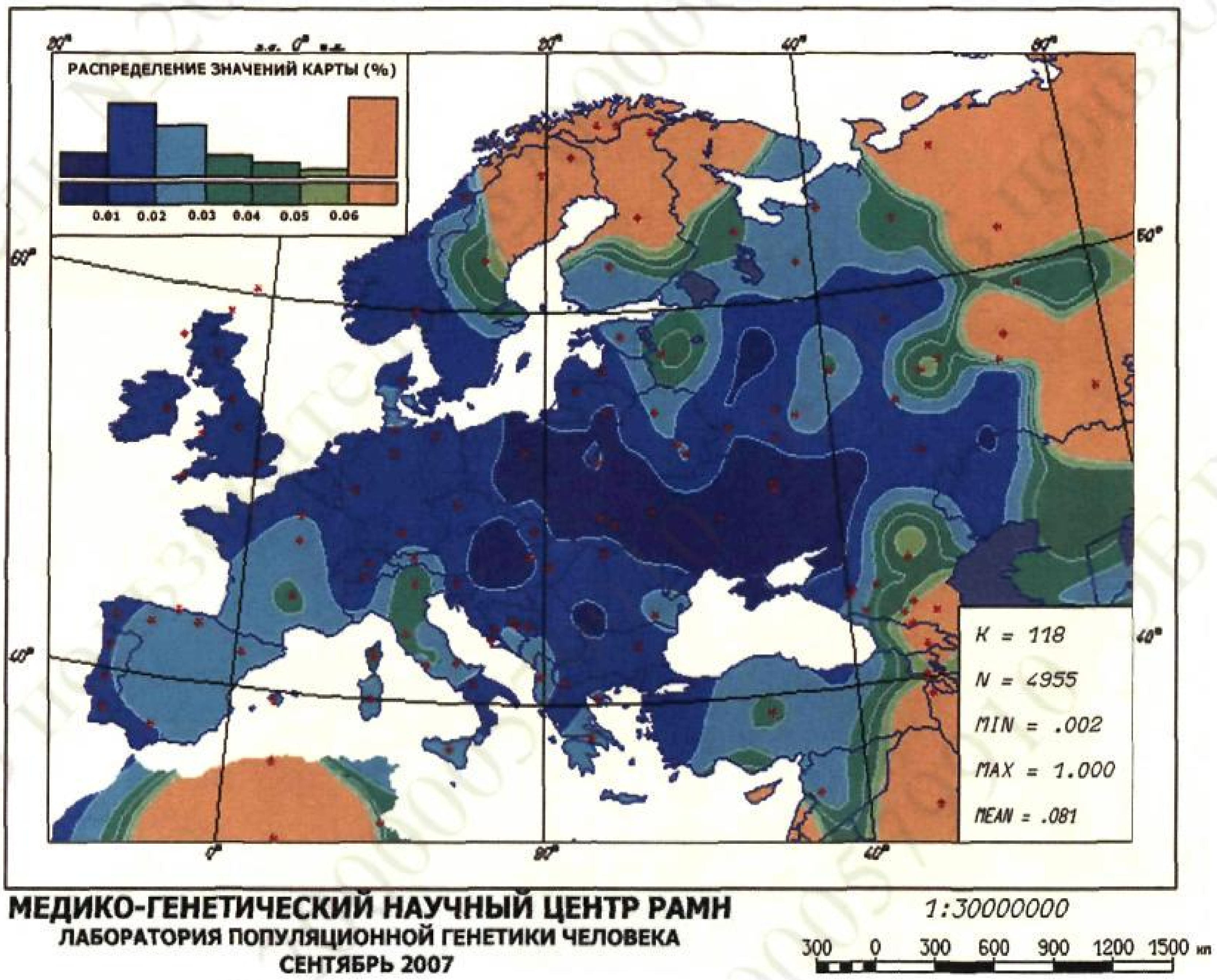

Рисунок 31. Генетические расстояния от украинцев по частотам гаплогрупп мтДНК

Примечания: красными точками (К) отмечены популяции, по которым построена карта, N – суммарная численность индивидов, MIN, MAX и MEAN – минимальное, максимальное и среднее значения расстояний для всей территории карты.

Обобщая результаты кластерного и картографического анализа в отношении разнообразия генофонда Европы, можно было бы предположить, что мтДНК вообще не достаточно эффективно отражает различия генофонда населения (по сравнению с NRY). К тому же, как показано ниже, в главе 3.4.1 «Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров», по частотам гаплогрупп мтДНК в Европе наблюдается значительно меньшее межпопуляционное разнообразие, чем по частотам гаплогрупп NRY. Однако (рис. 31) однородный по маркерам мтДНК «европейский регион» очень четко ограничен с востока, юга и севера, ярко отличаясь от населения соседних регионов. Следовательно, разнообразие мтДНК позволяет эффективно выделить различающиеся генофонды. Однако по территориальному охвату эти общности как бы на ранг крупнее, чем население, генетически однородное по NRY. Таким образом, в населении Европы дифференцирующая способность у мтДНК «на ранг» меньше, чем у NRY.

По результатам картографического анализа, на фоне генетически однородной по мтДНК Европы, украинцы проявляют наибольшее сходство с юго-западными русскими, поляками, венграми, юго-восточными литовцами. Кроме того, **по мтДНК ярко проявляется сходство с широчайшим кругом славяно-, балто-, германоязычных народов Европы, в меньшей степени – с финно- и романоязычными народами.**

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.2.2.

По частотам 40 гаплогрупп мтДНК проведено сравнение 40 европейских популяций (включая украинцев), представляющих 32 народа Европы. Для выявления групп родственных популяций применен анализ с помощью генетических расстояний и с помощью метода нанесения на географическую карту кластеров генетически близких популяций. По маркерам мтДНК (в отличие от NRY) не выявляется единого кластера, в который бы вошли все обследованные украинские популяции; выявляется генетическая близость украинских популяций не только с другими украинцами, но и с различными окружающими народами.

В целом, по мтДНК проявляется сходство украинцев с населением обширнейшего европейского региона (в то время как по маркерам NRY украинцы генетически близки лишь к населению небольшой части Европы). На фоне взаимного сходства многих популяций Европы (включая украинцев), по мтДНК, как и по маркерам NRY, выявлено несколько большее генетическое сходство украинцев с популяциями, расположенными севернее. При этом, по мтДНК (в отличие от NRY) проявляется сходство и с балтоязычными латышами, которое в наибольшей мере проявляется у западных и подольских украинцев. Кроме того по мтДНК (но не по маркерам NRY), выявлено сходство некоторых популяций украинцев с южными славянами.

3.3. Особенности генофонда украинцев по аутосомным ДНК маркерам

Выше проводился анализ генетического сходства украинцев и популяций Европы по однородительским маркерам (NRY и мтДНК). При всех их преимуществах, они представляют ничтожную часть человеческого генома и обладают своей спецификой (см. главу 1.3 «Генетические маркеры в популяционных исследованиях»).

Исследование однородительских маркеров могут дополнить данные о разнообразии аутосомных ДНК маркеров. На разнообразие аутосомных маркеров значительно меньше действует генетический дрейф, и они представляют подавляющую часть генома человека.

Анализ изменчивости маркеров NRY и мтДНК показал, что характер их изменчивости в популяциях Европы, и, в частности, у украинцев, различен. Проблему интерпретации этих различий может помочь решить исследование изменчивости аутосомных ДНК маркеров в качестве вспомогательного анализа. Этот анализ представит еще одну систему генетических связей популяций, которая сформировалась при ином характере воздействия популяционно-генетических факторов: меньшем действии дрейфа, отсутствии связи с миграциями определенного пола.

Поскольку исследование полиморфизма аутосомных ДНК маркеров не входит в задачи диссертации и используется только для вспомогательного анализа, было решено, что достаточно провести анализ генного разнообразия украинцев и других народов Европы только по пяти аутосомным ДНК локусам: четырем диаллельным локусам Alu-инсерций ACE, APOA1, PV92 и TPA25 и по диаллельному локусу CCR5. Делецию в локусе CCR5 связывают с большей устойчивостью к развитию СПИДа [Dragic et al., 1996]. Показана возможная роль полиморфизма в устойчивости и к другим заболеваниям. Хотя этот локус, таким образом, находится под действием отбора, его, тем не менее, принято использовать в популяционно-исторических исследованиях [Limborska et al., 2002, Kozhekbaeva et al., 2004; Balanovsky et al., 2005].

Более подробный анализ изменчивости генофонда аутосомных ДНК маркеров потребовал бы изучения десяти и более аутосомных локусов [Storz et al., 2004] и является предметом отдельного специального исследования. Проведенный же нами анализ позволит очертить лишь основные группы генетически сходных по аутосомным ДНК маркерам популяций, а этого, как показано ниже (см. главу 3.4 «*Сравнительный анализ генофонда украинцев по трем типам генетических маркеров*»), достаточно для сравнения общего характера изменчивости аутосомных ДНК маркеров и сопоставления с ним изменчивости однородительских маркеров.

Разнообразие украинского генофонда по аутосомным ДНК маркерам

Поскольку наибольшее генное своеобразие было показано для восточных и западных украинцев, а сходство подольских и днепровских украинцев было показано и по маркерам NRY, и по мтДНК, было решено генотипировать по пяти аутосомным локусам только три выборки украинцев: западную, восточную и центральную, которая составлена из индивидов как подольской, так и днепровской популяции. Часть аутосомных ДНК маркеров в этих популяциях была типирована нами (локусы ACE, APOA1 и CCR5 у

центральных и части западных украинцев), часть – сотрудниками Лаборатории популяционной генетики человека ГУ Медико-Генетический Научный Центр РАМН и Белгородского Государственного Университета.

По частотам аллелей пяти аутосомных ДНК маркеров определены генетические расстояния между восточными, центральными и западными украинцами (табл. 27).

Таблица 27

Генетические расстояния между украинскими популяциями по пяти аутосомным ДНК маркерам

	ВОСТОЧНЫЕ (N=81)	ЦЕНТРАЛЬНЫЕ (N=95)	ЗАПАДНЫЕ (N=117)	УКРАИНЦЫ В СРЕДЕМ (N=293)
ВОСТОЧНЫЕ	-	0.00262	0.00299	0.00107
ЦЕНТРАЛЬНЫЕ	0.00262	-	0.00169	0.00062
ЗАПАДНЫЕ	0.00299	0.00169	-	0.00075
УКРАИНЦЫ В СРЕДНЕМ	0.00107	0.00062	0.00075	-

Примечание:
Частоты аллелей в популяции «украинцы в среднем» получены невзвешенным усреднением частот аллелей восточных, центральных и западных украинцев.

По аутосомным ДНК маркерам из всех украинских популяций наиболее генетически близка пара центральные-западные украинцы (D=0.00169). Украинская популяция, в наибольщей степени отличающаяся от украинцев в среднем – восточные украинцы (D=0.00107). Эти результаты соответствует результатам, полученным по маркерам мтДНК.

Полиморфизм аутосомных ДНК маркеров в популяциях Европы

Привлечены доступные данные по частотам аллелей локусов ACE, APOA1, PV92, TPA25 и CCR5 (табл. 13). Для анализа генетического сходства привлечены данные о популяциях Европы и турок («малый» набор популяций, табл. 10). В дальнейшем все эти популяции будут для краткости называться популяциями Европы, хотя будут включать и турок. К сожалению, по многим важным для сравнения народам, таким как западные славяне, балтоязычные народы и др., доступных данных о полиморфизме набора из указанных локусов нет.

Между привлеченными к анализу популяциями определены генетические расстояния (приложение 12) и построены дендрограммы генетических расстояний методом Уорда и методом средней связи (приложение 13) и диаграмма многомерного шкалирования (рис. 32). Сравнение двух дендрограмм выявило целый ряд устойчивых групп, которые приведены в табл. 28 и отображены на диаграмме шкалирования с помощью цветных контуров. Географически компактное положение кластеров и субкластеров позволяет нанести их на географическую карту (рис. 33).

Таблица 28

Устойчивые группы европейских популяций, выявленные при сравнении дендрограмм генетических расстояний по аутосомным ДНК маркерам

Кластер 1	Субкластер 1.1	**Западные украинцы**, южные славяне, кубанские казаки
	Субкластер 1.2	Северные русские, западные русские
	Вне субкластеров	**Центральные украинцы**
Кластер 2	**Восточные украинцы**, южные белорусы	
Кластер 3	Северные белорусы, русские Псковской области	
Кластер 4	Татары, румыны, албанцы, французы	
Кластер 5	Баски, испанцы	
Кластер 6	Абхазо-адыгские народы, турки	
Вне кластеров	Греки, финноязычные народы Поволжья	

Как показало исследование однородительских маркеров (главы 3.1 и 3.2), структура генофонда украинцев определяется мерой генетической связи, с одной стороны, с более северными народами, и с другой – с более западными и юго-западными народами. Различия в картинах, полученных по маркерам NRY и мтДНК, касались, главным образом, меры близости между разными украинскими популяциями на фоне окружающих народов.

Представляет интерес проверка того, как эти тенденции отражаются на аутосомном генофонде. К сожалению, в литературе отсутствуют важные для такого сравнения данные об аутосомном полиморфизме западных славян, немцев, балтоязычных и других народов. Это затрудняет оценку генетической близости населения центральной Украины и более северо-западного населения и оценку степени распространения на запад кластера 2 (табл. 28), аналогичного по локализации группам (1.1.1 и II), выявляемым, соответственно по маркерам NRY и мтДНК. Отсутствие данных о венграх, чехах, словаках и словенцах также препятствует оценке степени влияния более западного населения по аутосомным ДНК маркерам. Единственная популяция смежной территории, расположенная восточнее и южнее – румыны. Все же, наличие, наряду с картой, диаграммы многомерного шкалирования позволяет оценить на комплексном уровне, к каким из других групп населения тяготеют три украинские популяции, представленные в анализе.

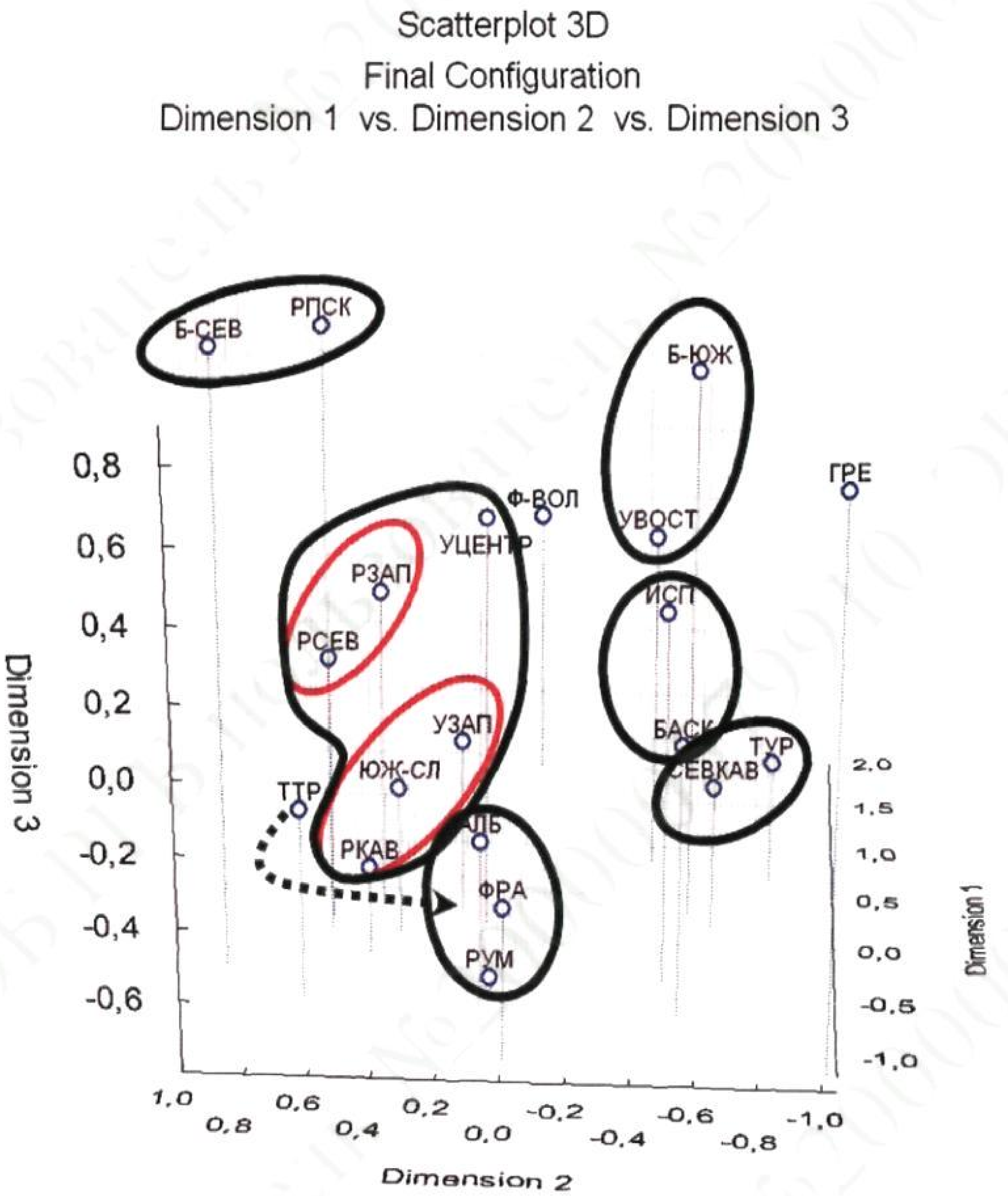

Рисунок 32. Диаграмма многомерного шкалирования расстояний по пяти аутосомным ДНК маркерам между популяциями, вовлеченными в анализ[9]

Примечания:
Зелеными контурами очерчены кластеры, а красными – субкластеры табл. 28. Пунктирная стрелка означает, что татары относятся к кластеру, на который она указывает. Буквенные обозначения популяций соответствуют приведенным в табл. 29.

По положению на диаграмме шкалирования (рис. 32) и по генетическим расстояниям (приложение 12) наиболее генетически близкими к центральным и западным украинцам оказываются, с одной стороны, западные (D=0.0009 и 0.0006) и северные (D=0.0015 и 0.0010) русские, и с другой – южные славяне (D=0.0020 и 0.0005). Восточные и центральные украинцы генетически близки к южным белорусам (D=0.0019 и 0.0018).

[9] Коэффициент стресса равен 0.039.

Таблица 29

Популяции, вошедшие в сравнительный анализ по аутосомным ДНК маркерам

НАРОД	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	БУКВЕННОЕ ОБОЗНАЧЕНИЕ
абазины, абхазы, адыги, кабардинцы, черкесы	абхазо-адыгские народы	СЕВКАВ
коми, мари, мордва, удмурты	Финны Поволжья	Ф-ВОЛ
албанцы	Албанцы	АЛБ
баски	Баски	БАСК
белорусы	Южные белорусы	Б-ЮЖ
белорусы	Северные белорусы	Б-СЕВ
греки	Греки	ГРЕ
испанцы	Испанцы сред	ИСП
румыны	Румыны	РУМ
русские	Кубанские казаки (Адыгея)	РКАВ
русские	Северные русские (Архангельская, Вологодская, Костромская обл.)	РСЕВ
русские	Русские Псковской области	РПСК
русские	Западные русские (Смоленская, Тверская обл.)	РЗАП
татары	Татары	ТАТ
турки	Турки	ТУР
французы	Французы	ФРА
македонцы и болгары	Южные Славяне	ЮЖ-СЛ

Таблица 30

Популяции, генетические расстояния от которых до трех украинских популяций менее 0.0020

ВОСТОЧНЫЕ УКРАИНЦЫ		ЦЕНТРАЛЬНЫЕ УКРАИНЦЫ		ЗАПАДНЫЕ УКРАИНЦЫ	
Б-ЮЖ	0.0019	РЗАП	0.0009	ЮЖ-СЛ	0,0005
		РСЕВ	0.0015	РЗАП	0,0006
		УЗАП	0.0017	РСЕВ	0,0010
		Б-ЮЖ	0.0018	РКАВ	0,0012
		ИСП	0.0019	УЦЕНТР	0,0017
		ЮЖ-СЛ	0.0020		

Примечания:
Приведен фрагмент матрицы генетических расстояний, полностью представленной в приложении 12.
Популяции расположены по возрастанию величины генетического расстояния.
Обозначения популяций соответствуют данным в табл. 29.

По положению на диаграмме шкалирования, западные украинцы генетически ближе к южно- и западноевропейским популяциям: румынам (D=0.0026), албанцам (D=0.0027), французам (D=0.0059). И восточные, и центральные украинцы генетически близки к южным белорусам (D=0.0019 и 0.0018). Западные и центральные украинцы близки к западным русским (D=0.0006 и 0.0009), проявляют сходство с южными славянами (D=0.0005 и 0.0020).

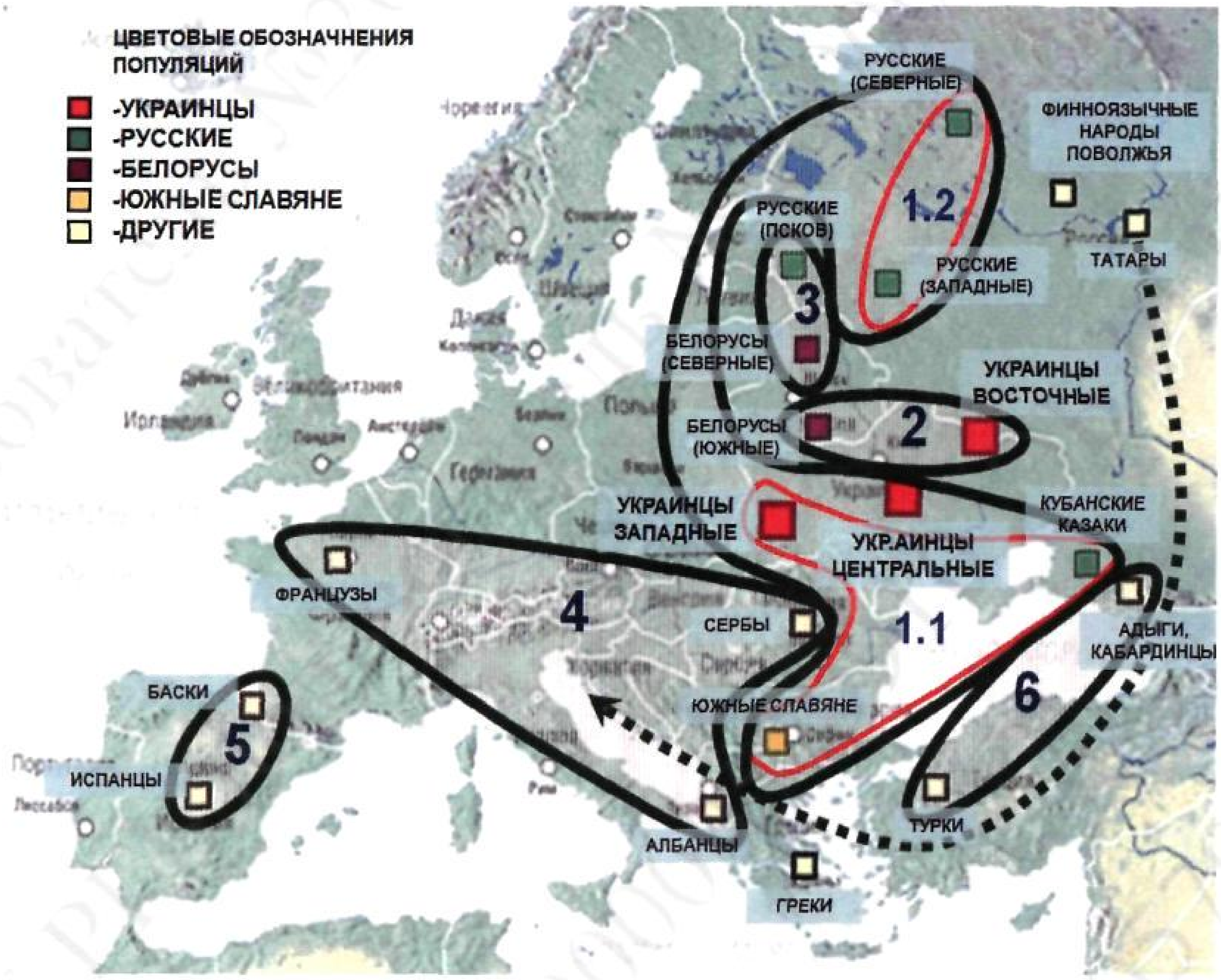

Рисунок 33. Положение кластеров и субкластеров генетически близких популяций, выявленных по аутосомным маркерам

Примечания:
Кластеры обведены зеленым, а субкластеры – красным контуром. Состав и нумерация кластеров и субкластеров соответствуют данным в табл. 30. Пунктирная стрелка обозначает нахождение татар в кластере 4. Группа 1, состоящая из подгрупп 1.1 и 1.2, для наглядности представлена в виде единого контура; в действительности не известно, соединяются ли подгруппы 1.1 и 1.2, и если да – то на западе ли (как это показано на рисунке) или на востоке.

Что касается вопроса о группировании самих украинцев на дендрограммах и их компактности на диаграмме шкалирования, то по аутосомным ДНК маркерам такой генетической близости, как по маркерам NRY, не наблюдается. Западные и центральные украинцы находятся в одном кластере, но в разных субкластерах, а восточные украинцы находятся от них на большей генетической дистанции.

В целом, обнаруженная картина сходна с полученной по мтДНК: украинские популяции генетически близки не только друг к другу, но и к популяциям других народов. Круг популяций, близких к украинцам по аутосомным маркерам, также в целом соответствует данным, полученным по мтДНК: сходство с более северными популяциями (южные белорусы, западные русские) и сходство части украинцев с южными славянами. Таким образом, **характер генетического разнообразия аутосомных и митохондриальных маркеров обнаруживает значительную степень сходства.**

Количественно это сходство оценивается в главе 3.4.1 «Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров».

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.3.

Проведено сравнение украинских популяций по частотам аллелей пяти аутосомных ДНК маркеров. Как и по мтДНК, показано большее генетическое сходство центральных и западных украинцев. По частотам аллелей этих же аутосомных маркеров проведено сравнение с 20 популяциями. Использованы методы генетических расстояний (визуализация с помощью дендрограмм и многомерного шкалирования) и факторный анализ изменчивости. Проявляется сходство в характере разнообразия аутосомных и митохондриальных маркеров: по обоим типам маркеров обнаружена генетическая близость украинцев не только друг с другом, но и с другими народами Европы; кроме того, как и по мтДНК, по аутосомным маркерам обнаружено сходство украинцев с более северным населением, представленным в данном случае южными белорусами, и сходство западных украинцев с южными славянами.

3.4. Сравнительный анализ генофонда украинцев по трем типам генетических маркеров

Выше показаны различия в характере разнообразия маркеров NRY, мтДНК и аутосомных ДНК макеров (главы 3.1, 3.2 и 3.3). Наши новые данные о разнообразии украинского генофонда позволяют корректно, с учетом наиболее полных данных о восточнославянских народах, сравнить особенности оценок генетического разнообразия Европы, полученных по разным типам генетических маркеров, что необходимо для и интерпретации результатов, полученных при анализе сходства украинцев с другими народами Европы (глава 3.4.2.).

3.4.1. Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров

Для интерпретации выявленных особенностей украинского генофонда нами используется несколько способов изучения их изменчивости, которые позволяют сопоставить различные аспекты характера генного разнообразия. Мы сравниваем украинские популяции уже не только друг с другом (внутриэтнический уровень), но и с другими народами Европы (межэтнический уровень анализа). Выше показаны различия в характере изменчивости разных типов ДНК маркеров, как в пределах украинского этноса, так и между этносами. Известно, что генетическое разнообразие одного и того же населения на внутриэтническом уровне может подчиняться иным закономерностям, чем на межэтническом [Рычков, Балановская, 1980, 1983, 1986; Seielstadt et al., 1998; Генофонд и геногеография..., Т.1, 2000]. Возникает вопрос: как различается характер генетического разнообразия по трем типам маркеров на разных уровнях иерархии популяций? Чтобы ответить на этот вопрос, мы оценили по маркерам NRY, мтДНК и аутосомным маркерам генетические различия как между популяциями одного народа (внутриэтническое разнообразие), так и между разными народами (межэтническое разнообразие).

Внутри- и межэтническая дифференциация по разным типам генетических маркеров

Генетическую изменчивость внутри популяции, состоящей из нескольких субпопуляций, можно разложить на изменчивость между этими субпопуляциями, отражающую степень их генетических различий, и изменчивость внутри самих субпопуляций [Nei, 1975]. Доля изменчивости между субпопуляциями в общей генетической изменчивости популяции обозначается как G_{ST}. Этот показатель оценивает степень генетических различий между субпопуляциями и может меняться от 0 до 1: при отсутствии генетических различий между субпопуляциями G_{ST} всей популяции равен 0. Обоснования использования показателя G_{ST}, а не генетических расстояний, для сравнения разнообразия по разным системам генетических маркеров, изложены в приложении 14.

Генетические различия между популяциями (G_{ST}) оценивали по трем типам ДНК маркеров (аутосомным, NRY, мтДНК) для трех уровней иерархии популяций:

- различия между популяциями внутри этноса (украинцы);

- различия между народами – украинцы, русские, белорусы – населением, относящимся к одной языковой подгруппе (восточные славяне);

- различия между языковыми подгруппами - восточные, западные, южные славяне – населением, относящимся к одной языковой группе (славяне).

Внутриэтническая изменчивость $G_{ST\text{-}POP}$ оценивалась как степень различий между субпопуляциями одного этноса – украинцев. Этническая частота гаплогрупп и аллелей у всего этноса определялась путем невзвешенного усреднения частот в субпопуляциях. Относительно этих средних частот оценивалась **внутриэтническая** изменчивость $G_{ST\text{-}POP}$ украинцев.

Межэтническая изменчивость $G_{ST\text{-}ETN}$ оценивалась для восточных славян как генетические различия между тремя этносами (украинцы, русские, белорусы). Этнические частоты гаплогрупп и аллелей для этих этносов определялись путем невзвешенного усреднения частот в их субпопуляциях. Невзвешенное усреднение частот по трем этносам дало частоты гаплогрупп и аллелей для восточных славян.

Межрегиональная изменчивость $G_{ST\text{-}REG}$ для славян в целом оценивалась для системы из трех макропопуляций – восточных, западных и южных славян; оценки частот гаплогрупп и аллелей для славян в целом получены невзвешенным усреднением частот в этих трех макропопуляциях.

В табл. 31 и на рис. 34 приведены соответствующие оценки разнообразия G_{ST}. На рис. 34 каждый столбец соответствует одному типу маркеров, а части столбца – вкладу каждого уровня иерархии популяций. Результаты, полученные для «основного» набора популяций (изученных по NRY и мтДНК) и «малого» набора (популяций, изученных по

всем трем типам маркеров, см. главу 2.5) хорошо согласуются и позволяют сделать два заключения:

1) На любом уровне иерархии популяций, оценки G_{ST} по NRY выше (в 1.5 – 25 раз), чем по мтДНК и аутосомным маркерам.

2) При переходе на каждый более высокий уровень иерархии популяций растет разрыв между оценкой G_{ST} по NRY и оценками по мтДНК/аутосомным маркерам (табл. 31). Так, на внутриэтническом уровне различия между популяциями по NRY лишь в 1.5-3 раза выше, чем по мтДНК и аутосомным маркерам. При сравнении восточнославянских народов это соотношение повышается до 4-5. На уровне сравнения трех ветвей славян оно превышает уже двадцатикратные различия.

Таблица 31

Генетические различия (G_{ST}) между популяциями разных уровней иерархии по трем типам ДНК маркеров: аутосомным, NRY, мтДНК

	G_{ST}		
Типы ДНК маркеров	NRY	мтДНК	**аутосомные маркеры**
Число гаплогрупп / аутосомных локусов	8 гаплогрупп	40 гаплогрупп	5 локусов
УКРАИНЦЫ (РАЗЛИЧИЯ ВНУТРИ ЭТНОСА)			
«Малый» набор популяций (западные, центральные, восточные, *3 популяции*)	**1.09**	**0.49** (2.3)	**0.38** (2.9)
«Основной» набор данных (западные, подольские, днепровские, восточные, *4 популяции*)	**0.98**	**0.68** (1.4)	-
ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ (РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ЭТНОСАМИ)			
«Малый» набор популяций (украинцы, русские, белорусы, *9 популяций*)	**1.34**	**0.28** (4.8)	**0.27** (5.0)
«Основной» набор популяций (украинцы, русские, белорусы, *11 популяций*)	**1.05**	**0.25** (4.3)	-
СЛАВЯНЕ (РАЗЛИЧИЯ МЕЖДУ ГРУППАМИ ЭТНОСОВ)			
«Малый» набор популяций (восточные, южные, *10 популяций*)	**5.05**	**0.20** (25.0)	**0.22** (22.7)
«Основной» набор данных (восточные, западные, южные, *19 популяций*)	**4.70**	**0.23** (20.3)	-

Примечания:

1) Величины G_{ST} умножены на 100.

2) В скобках справа указаны отношения: G_{ST}(NRY)/G_{ST}(мтДНК); G_{ST}(NRY)/G_{ST}(аутосомных маркеров).

Итак, по маркерам NRY украинские популяции различаются между собой примерно в два раза значительнее ($\bar{G}_{ST}$=1.0), чем по мтДНК ($\bar{G}_{ST}$=0.6) и аутосомным маркерам ($\bar{G}_{ST}$=0.4). Однако на фоне генофонда населения Европы (глава 3.1.2.) по маркерам NRY все украинские популяции ближе друг к другу, чем к другим народам. Этому полностью соответствует выявленная (табл. 31) динамика межпопуляционных

различий при переходе от внутриэтнического уровня к сравнению этносов: возрастание различий по NRY и одновременное снижение различий по мтДНК. Мы видим взаимное подтверждение выявленного феномена двумя независимыми видами анализа.

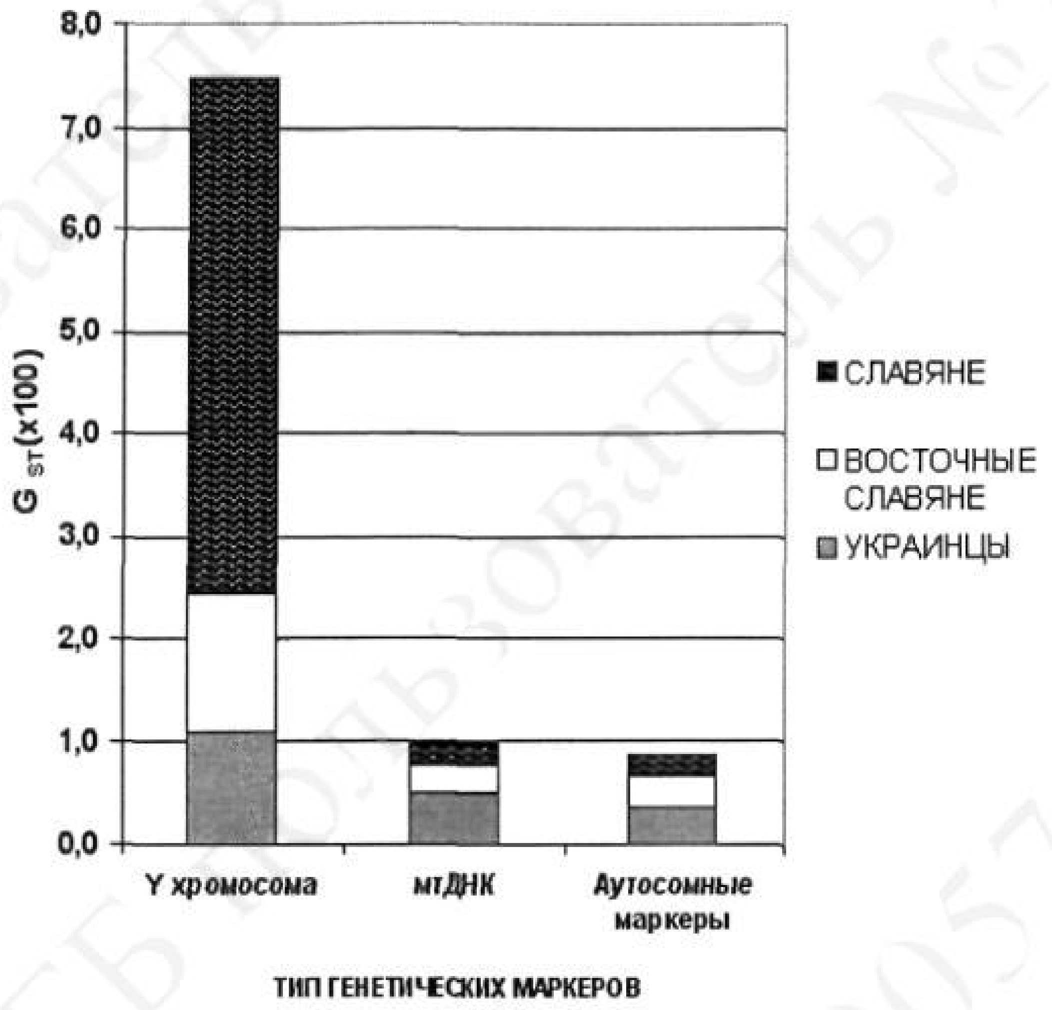

Рисунок 34. Генетическое разнообразие G_{ST} по маркерам NRY, мтДНК и аутосомным ДНК маркерам на трех уровнях иерархии популяций

Примечание: столбцы накапливают величину G_{ST} на трех уровнях иерархии популяций: разнообразие внутри этноса (украинцы); языковой подгруппы (восточные славяне); языковой группы (славяне). Для максимальной сопоставимости результатов по разным маркерам, представлено разнообразие только тех популяций, которые изучены по всем трем типам маркеров («малый» набор, табл. 31).

Таким образом, **различия между этносами по NRY – в несколько раз выше, чем различия внутри этноса** (между украинскими популяциями). **По мтДНК и аутосомным маркерам мы видим обратную картину: внутри этноса популяции различаются больше, чем этносы между собой.**

Различный характер разнообразия трех типов маркеров заставил нас сделать следующий шаг и ответить на вопрос: какова величина их взаимосвязи?

Корреляция генетических расстояний по трем типам маркеров

Нами оценено попарное сходство характера разнообразия трех типов маркеров: NRY, мтДНК, аутосомных ДНК маркеров. Для этого по каждому типу маркеров рассчитаны генетические расстояния между локальными популяциями трех «общностей»:

1) украинцев;

2) локальных популяций восточных славян (украинских, русских, белорусских);

3) локальных популяций Европы (табл. 10).

После этого для каждой «общности» популяций мы оценили корреляцию генетических расстояний для каждой пары ДНК маркеров (табл. 32, рис. 35). Результаты по «основному» и по «малому» наборам популяций (табл. 10), хорошо согласуются при достоверных значениях корреляций ($p<0.05$). Аналогичная таблица с расчетом корреляций Пирсона представлена в приложении 15.

Таблица 32

Попарные корреляции генетического разнообразия по трем типам ДНК маркеров: аутосомным, NRY, мтДНК

Наборы популяций	число пар популяций	Коэффициент корреляции (r_S) и его достоверность (p)	ПАРЫ СРАВНИВАЕМЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ		
			NRY - мтДНК	**NRY - аутосомные**	**мтДНК - аутосомные**
УКРАИНЦЫ (ОДИН ЭТНОС)					
«МАЛЫЙ» (3 популяции)	3	r_S	0.50	0.50	1.00 [a]
		p	>0.05	>0.05	-
«ОСНОВНОЙ» (4 популяции)	6	r_S	0.09	-	-
		p	>0.05	-	-
ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ (ОДНА ЯЗЫКОВАЯ ПОДГРУППА)					
«МАЛЫЙ» (9 популяций)	36	r_S	**0.37***	-0.15 [б]	**0.46****
		p	p<0.05	p>0.05	p<0.01
«ОСНОВНОЙ» (11 популяций)	55	r_S	**0.36****	-	-
		p	p<0.01	-	-
ВСЯ ЕВРОПА					
«МАЛЫЙ» (20 популяций)	190	r_S	**0.47*****	**0.29*****	**0.40*****
		p	p<0.001	p<0.001	p<0.001
«ОСНОВНОЙ» (39 популяций)	741	r_S	**0.35*****	-	-
		p	p<0.001	-	-

Примечания: r_S – коэффициент корреляции Спирмена, p – вероятность случайного отличия r_S от нуля. Достоверные корреляции ($p<0.05$, 0.01 и 0.001) отмечены значками *, ** и ***.

[a] Для корреляции Спирмена, равной 1.00, невозможно определить достоверность. Соответствующая корреляция Пирсона $r_P=0.999$, $p=0.029$.

Для популяций восточных славян и населения Европы межпопуляционные расстояния по мтДНК примерно в равной мере коррелируют с расстояниями и по NRY ($0.3<r_S<0.5$), и по аутосомным маркерам ($0.4<r_S<0.5$). (При сравнении только украинских популяций корреляции недостоверны из-за малого числа пар сравнений). Корреляция расстояний по NRY и аутосомным маркерам меньше и достоверна лишь на уровне сравнения популяций всей Европы (**$r_S=0.3$**). Полученные данные согласуются с

результатами, известными для тюркоязычных и финно-угорских народов [Хуснутдинова и др., 2004], для которых также обнаружена высокая связь разнообразия мтДНК с разнообразием и NRY, и аутосомных маркеров ($0.5<r_S<0.6$) и отсутствие сходства в разнообразии NRY и аутосомных маркеров ($r_S=0.1$).

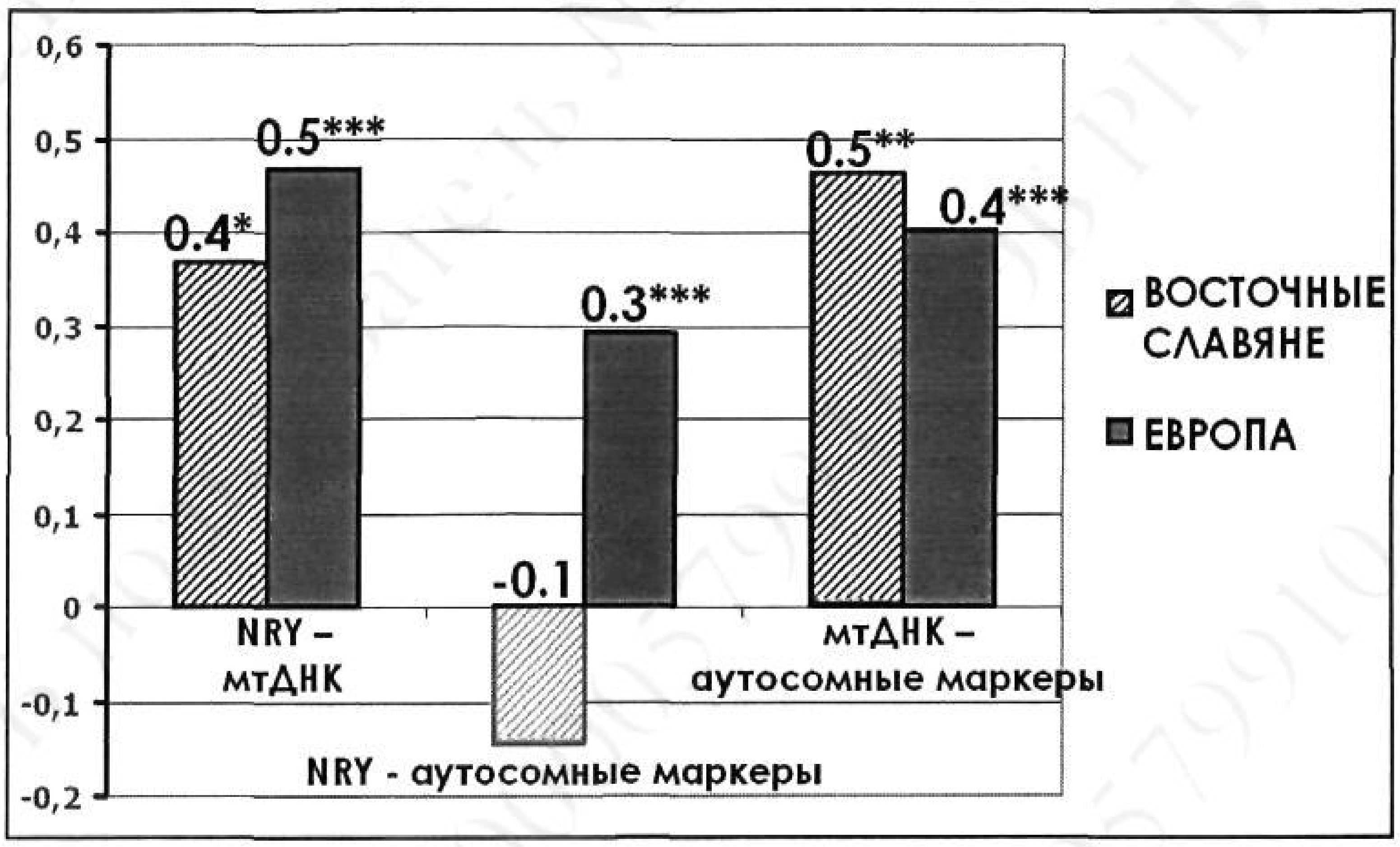

Рисунок 35. Корреляции межпопуляционных генетических расстояний по трем типам маркеров (аутосомных, NRY, мтДНК)

Примечание: достоверные значения корреляций ($p<0.05$, 0.01 и 0.001) отмечены значками *, ** и ***. На рисунке представлены корреляции, рассчитанные только по популяциям, в которых изучены все три типа маркеров. Корреляции на внутриэтническом уровне не достоверны и не отображены.

Сходный характер разнообразия аутосомных и митохондриальных маркеров может быть связан с различиями в эффективной численности и в различном характере миграций мужской и женской части популяции. Меньшая численность мужчин по сравнению с женщинами в популяции может приводить к различиям в степени воздействия дрейфа на разнообразие маркеров NRY и мтДНК и к более сходному эффекту дрейфа на разнообразие мтДНК и аутосомных ДНК маркеров. Причины уменьшения эффективной численности Y хромосом по сравнению с мтДНК могут быть различны, например – бóлее резкое сокращение числа мужчин, по сравнению с женщинами, во время военных конфликтов и столкновений.

Для дальнейшей интерпретации обнаруженных корреляций **необходимо выяснить, насколько структура рассмотренных генофондов связана с историей, а насколько – с географией**, то есть насколько генетическое сходство популяций обусловлено их общим историческим прошлым, а насколько – географическим соседством. Для ответа на этот вопрос была исследована корреляция генетических

расстояний а) с географическими расстояниями между популяциями; б) с лингвистическими различиями популяций.

<u>Корреляции генетических и географических расстояний по трем типам генетических маркеров</u>

Для трех типов маркеров (аутосомных, NRY, мтДНК) нами исследована корреляция географических и генетических расстояний между популяциями Европы (табл. 33, рис. 36) на трех уровнях иерархии популяций:

1) между популяциями украинцев;

2) между популяциями восточных славян;

3) между популяциями Европы.

Таблица 33

Корреляция географических и генетических расстояний по трем типам ДНК маркеров: аутосомным, NRY, мтДНК

НАБОРЫ ПОПУЛЯЦИЙ на каждом уровне иерархии	Число пар популяций	Коэффициент корреляции (r_S) и его достоверность (p)	**ТИП ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ**		
			NRY	**мтДНК**	**Аутосомные маркеры**
УКРАИНЦЫ (ОДИН ЭТНОС)					
«МАЛЫЙ» (3 популяции)	**3**	r_S	0.50	1.00[а]	1.00[б]
		p	>0.05	-	-
«ОСНОВНОЙ» (4 популяции)	**6**	r_S	0.48	0.60	-
		p	>0.05	>0.05	-
ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ (ОДНА ЯЗЫКОВАЯ ПОДГРУППА)					
«МАЛЫЙ» (9 популяций)	**36**	r_S	**0.53****	0.20	0.05
		P	<0.01	>0.05	>0.05
«ОСНОВНОЙ» (11 популяций)	**55**	r_S	**0.52*****	0.20	-
		P	<0.001	>0.05	-
ВСЯ ЕВРОПА					
«МАЛЫЙ» (20 популяций)	**190**	r_S	**0.72*****	**0.31*****	**0.21****
		P	<0.001	<0.001	<0.01
«ОСНОВНОЙ» (39 популяций)	**741**	r_S	**0.67*****	**0.26*****	-
		P	<0.001	<0.001	-

Примечания: достоверные значения корреляций r_S Спирмена ($p<0.01$ и 0.001) отмечены значками ** и ***.
[а] Для корреляции Спирмена, равной 1.00, невозможно определить достоверность. Соответствующая корреляция Пирсона r=0.84, p=0.361.
[б] Соответствующая корреляция Пирсона r=0.82, p=0.393.

Результаты, полученные по «основному» и «малому» наборам популяций (табл. 10), хорошо согласуются друг с другом и подтверждают надежность полученных показателей (аналогичные корреляции Пирсона находятся в приложении 16). Максимальная корреляция генетических и географических расстояний обнаружена между популяциями Европы по маркерам NRY ($\mathbf{r_S}$=0.7).

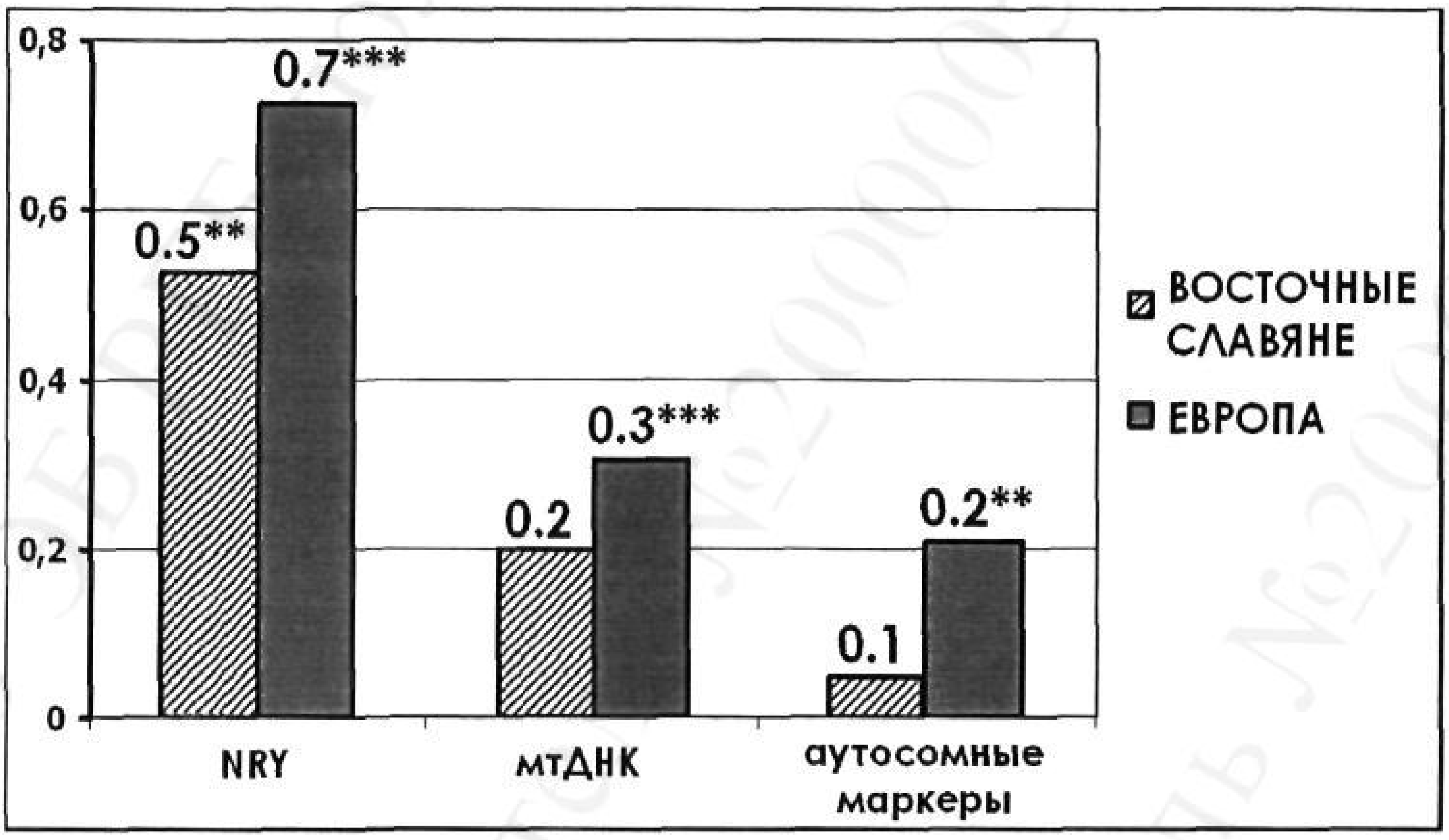

Рисунок 36. Корреляция генетических и географических расстояний по трем типам ДНК маркеров

Примечание: достоверные значения корреляций (p<0.01 и 0.001) отмечены значками ** и ***. Отображены корреляции для «малого» набора популяций, изученных по всем трем типами маркеров. Корреляции на уровне сравнения украинцев недостоверны и не отображены.

Исследуемые корреляции оказались неодинаковы на разных уровнях популяционной иерархии (см. рис. 36): для Европы в целом они выше, чем для восточных славян. Поэтому нами была проверена гипотеза о том, что корреляция генетических и географических расстояний зависит от географической близости тех популяций, для совокупности которых эта корреляция рассчитывается, т.е. от чисто пространственной обширности региона, охватывающего эти популяции.

Зависимость корреляций генетических и географических расстояний от географической дистанции между парами сравниваемых популяций

Для трех типов генетических маркеров (NRY, мтДНК, аутосомные ДНК маркеры) мы определили зависимость корреляции генетических и географических расстояний между популяциями от охвата территории, для населения которой эта корреляция определяется [Pshenichnov et al., 2007]. Зависимость исследовали в рамках европейского

региона. Для наибольшей корректности анализа сравнивались только популяции, изученные по всем трем типам маркеров (табл. 10).

Провели серию вычислений из 10 этапов, отдельно для каждого типа маркеров. На каждом этапе корреляцию между генетическими и географическими расстояниями определяли по совокупности только таких пар популяций, географические расстояния между которыми не превышают определенной величины. На первом шаге эта величина равна 800 км, на втором – 1000, далее – 1250, 1500, 1750, 2000, 2500, 3000, 3500, 4000 км. Таким образом, постепенно увеличивается охват территории, для которой корреляция определяется. К сожалению, для меньших, чем 800 км, дистанций анализ неприменим, поскольку оказывается слишком мало попарных сравнений (менее 35), чтобы получить надежные результаты ($p>0.05$). Корреляции r_S для расстояния 4000 км практически совпадают с величинами, представленными в табл. 33, поскольку при этом происходит попарное сравнение почти всех 20 популяций.

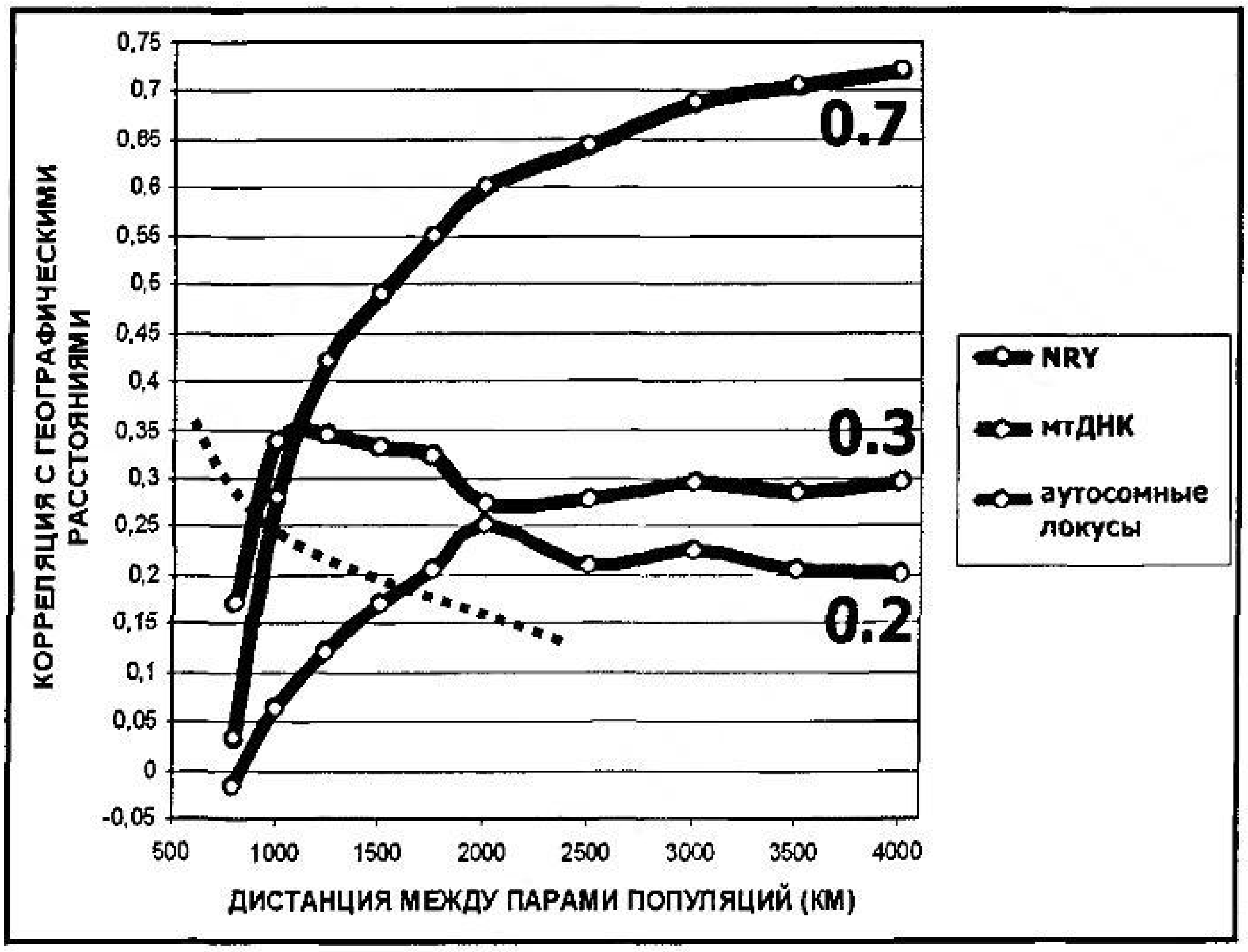

Рисунок 37. Зависимость корреляции генетических и географических расстояний от радиуса (в км), внутри которого проводится сравнение популяций [Pshenichnov et al., 2007]

Примечание: корреляции выше и правее пунктирной кривой достоверны ($p>0.05$). Справа числами отображены значения корреляций для соответствующих маркеров, вычисленные по всем парам популяций (табл. 33).

На рисунке выявляется яркая особенность маркеров NRY – все возрастающая в пространстве Европы корреляция их разнообразия с географическими расстояниями. **Кривая зависимости корреляции для NRY постепенно выходит на плато в районе своего максимума – r_S=0.7.**

Аутосомные маркеры и мтДНК в очередной раз демонстрируют параллелизм в характере разнообразия (рис. 37): **для них фактор географической удаленности популяций почти не сказывается на корреляциях генетических расстояний с географическими.** Эти корреляции малы и после достижения достоверных значений выходят на плато, колеблясь в пределах $0.25<r_S<0.35$. Рис. 37 предполагает, что в пространстве Европы по мтДНК и аутосомным маркерам могут оказаться генетически близки и соседние, и географически удаленные популяции, что соответствует известным данным о генетической однородности населения Европы по этим маркерам [Kittles et al., 1999; Рычков, Балановская, 1983], а также результатам сравнения популяций Европы по митохондриальным маркерам (глава 3.2.2 «Митохондриальный генофонд украинцев в контексте населения Европы»). В отличие от этих маркеров, по маркерам NRY в генетическом пространстве Европы выявлены четкие различия между населением разных локальностей (глава 3.1.2 «Положение генофонда украинцев среди населения Европы по маркерам Y хромосомы»).

Корреляция генетических и лингвистических расстояний

Для индоевропейских популяций Европы определены корреляции между лингвистическими и генетическими расстояниями по NRY, мтДНК и аутосомным маркерам (табл. 34, рис. 38). Каждая корреляция оценивалась дважды: по «основному» (NRY и мтДНК) и по «малому» набору популяций (три типа маркеров). Результаты этих двух оценок хорошо согласуются для маркеров NRY. Связь же разнообразия мтДНК с языковыми различиями значительно (в 2.5 раза) уменьшается при переходе от «малого» к более полному «основному» набору популяций, охватывающему большую территорию и большее число языковых групп. Оценки аналогичных корреляций Пирсона представлены в приложении 17.

МАРКЕРЫ Y ХРОМОСОМЫ. Высокая корреляция генетических расстояний по маркерам NRY с лингвистическими (r_S=0.7) говорит о том, что **историческая общность популяций (в той мере, в какой она нашла отражение в лингвистических классификациях) так же высоко значима в качестве фактора, определяющего генетическое сходство популяций по маркерам NRY, как и географическое соседство.**

Иной характер связей был выявлен в работе [Rosser et al., 2000]: оценка корреляции генетических и лингвистических различий между популяциями оказалась в три раза ниже (r_S=0.2), чем в нашем исследовании. Был сделан вывод, что генетические расстояния по маркерам NRY

Таблица 34

Корреляция лингвистических и генетических расстояний между индоевропейскими популяциями Европы по трем типам ДНК маркеров: NRY, мтДНК, аутосомным маркерам

НАБОР ПОПУЛЯЦИЙ	число пар популяций	Коэффициент корреляции (r_S) и его достоверность (p)	ТИП ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ		
			NRY	мтДНК	Аутосомные маркеры
«МАЛЫЙ» (15 индоевропейских популяций)	**105**	r_S	**0.65*** **	**0.39*** **	**0.41** **
		P	<0.001	<0.001	<0.01
«ОСНОВНОЙ» (29 индоевропейских популяций)	**406**	r_S	**0.68*** **	**0.16*** **	-
		P	<0.001	<0.001	-

Примечания: r_S – коэффициент корреляции Спирмена, p – вероятность случайного отличия корреляции от нуля. Достоверные значения корреляций (p< 0.01 и p<0.001) отмечены значками ** и ***.

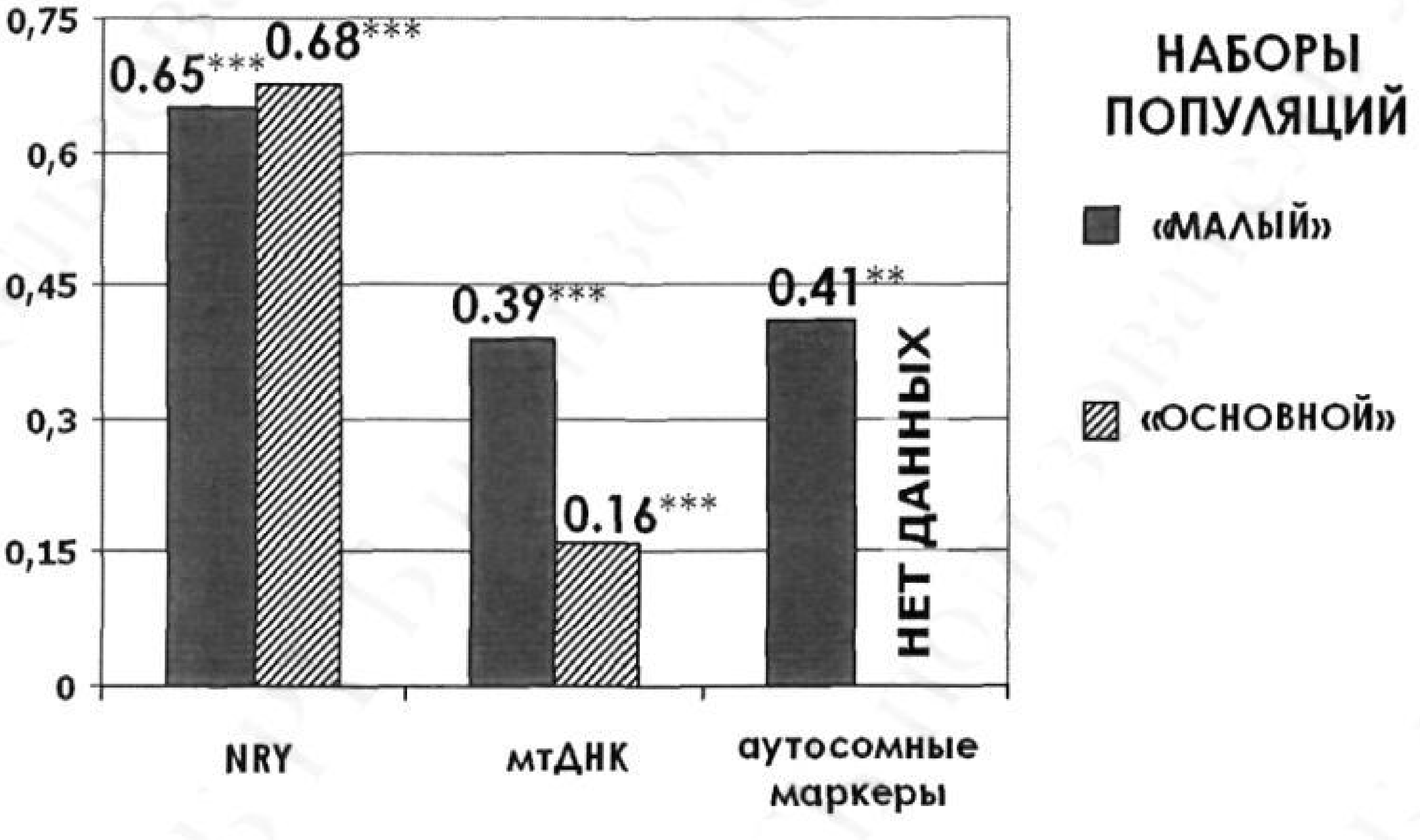

Рисунок 38. Корреляции лингвистических и генетических расстояний между популяциями Европы по трем типам ДНК маркеров

Примечание: достоверные значения корреляций (p<0.01 и 0.001) отмечены значками ** и ***. Корреляции оценивались для народов индоевропейской языковой семьи.

больше связаны с географическим расстоянием между популяциями (r_S=0.4), чем с языковыми различиями. Однако, в отличие от нашей работы, в это исследование было вовлечено население не только Европы, но и других регионов (Африка, Закавказье), в связи с чем, были изучены закономерности, выходящие за пределы Европы. Можно предполагать, что для различных историко-географических регионов характерен свой тип связей между генетическими, географическими и лингвистическими расстояниями. Например, у тюркоязычных и финно-угорских народов Поволжья, Кавказа и Средней Азии [Хуснутдинова и др, 2004] обнаружена невысокая связь разнообразия однородительских и аутосомных маркеров с географическими *расстояниями (максимальная корреляция – по мтДНК: r_S=0.2).*

Устойчивость (независимость от широты круга анализируемых популяций) **полученных нами высоких корреляций разнообразия NRY с лингвистическими (r_S=0.7) и географическими (r_S=0.7) расстояниями позволяет считать высокую связь NRY с «историей» и «географией» важной чертой генофонда населения Европы.**

мтДНК и АУТОСОМНЫЕ МАРКЕРЫ. Корреляция генетических расстояний по митохондриальным (r_S=0.2-0.4) и аутосомным маркерам (r_S=0.4) с лингвистическими (как и с географическими) расстояниями ниже, чем по NRY. В рамках пространства, охватываемого «малым» набором популяций (преимущественно население Восточной Европы), связь разнообразия мтДНК и аутосомных маркеров с историческим фактором (отраженным в родстве языков) оказывается в 1.5-2 раза значительнее, чем с фактором географической близости. Однако при переходе к населению Европы в целом («основной» набор популяций) ведущее значение исторического фактора сходит на нет.

Вновь подчеркнем **сходство характера разнообразия митохондриальных и аутосомных маркеров** в почти одинаковой корреляции с лингвистическими расстояниями.

Все полученные выше корреляции с географическими расстояниями все же относятся к большим географическим расстояниям, значительно превышающим расстояния между изученными украинскими популяциями (в среднем около 500 км). Чтобы сузить масштаб сравнения трех систем маркеров и изучить особенности именно украинского генофонда, дополнительно используется сравнение распределений генетических расстояний между популяциями.

Распределение генетических расстояний по величине

Выше использовались обобщающие оценки – показатель внутриэтнической изменчивости (G_{ST}) и коэффициента корреляции (r_S). Ниже, для непосредственного сравнения всего спектра расстояний по трем типам маркеров, используется способ

визуализации всех генетических расстояний от украинцев на одном графике. Анализ заключается в упорядочивании генетических расстояний по возрастанию отдельно по трем системам маркеров и сравнении полученных кривых. В отличие от корреляции между матрицами расстояний, такой способ не выявляет совместного варьирования расстояний, но демонстрирует характер их нарастания по каждому отдельному типу маркеров.

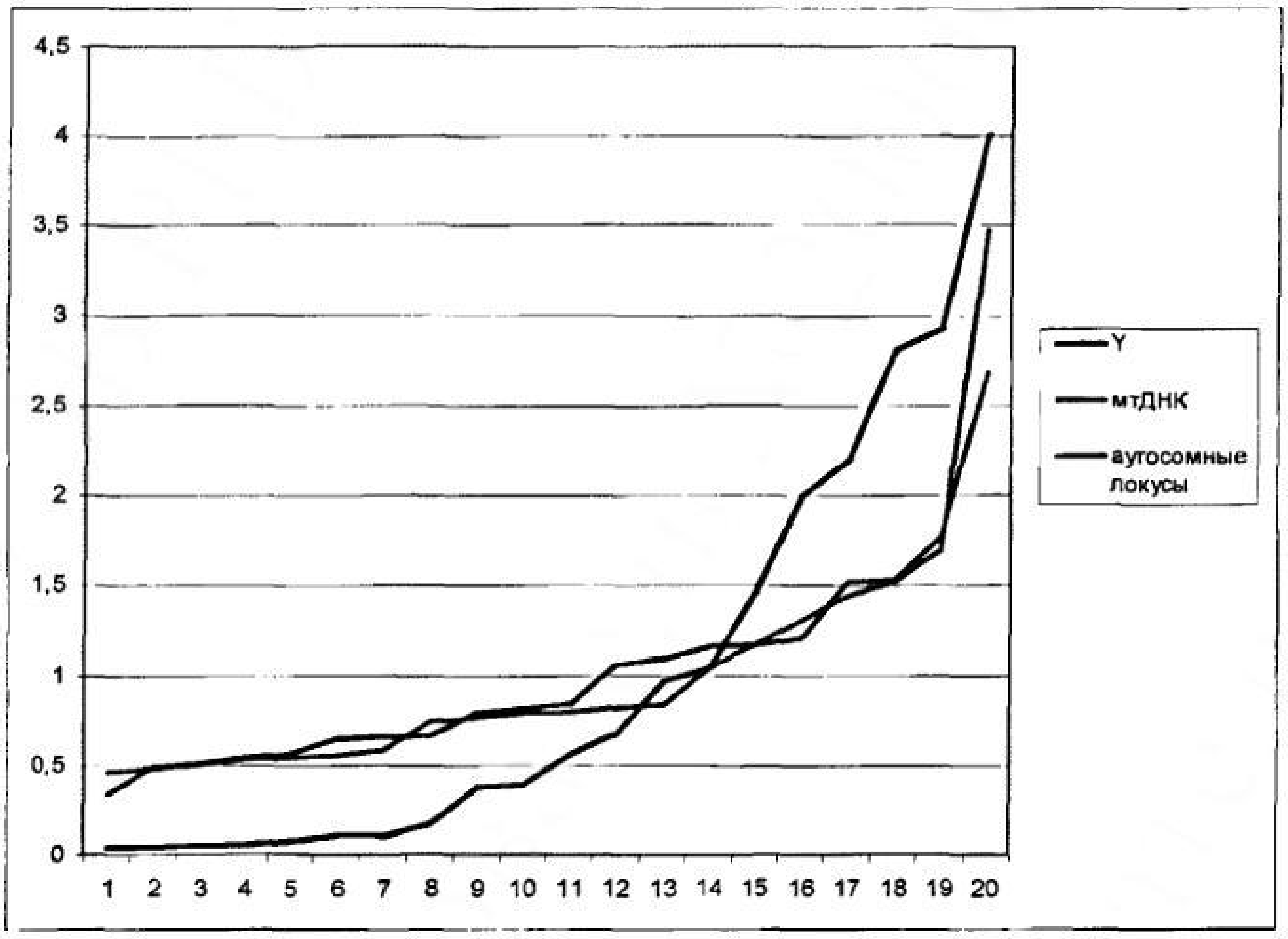

Рисунок 39. Сравнение трех систем генетических маркеров: распределение генетических расстояний (в долях от среднего расстояния) от украинцев до 20 популяций Западной Евразии по степени возрастания.

Для этого анализа нами отобраны народы и популяции Европы, изученные по всем трем типам генетических маркеров (20 популяций «основного» набора для Европы в табл. 10). Для каждой популяции оценивались три средних генетических расстояния до украинцев – по трем типам маркеров: NRY, мтДНК и по аутосомным маркерам (усреднялись генетические расстояния до всех изученных популяций украинцев – восточных, центральных и западных). Затем по каждому типу маркеров было оценено среднее расстояние от популяций Европы до украинцев: по маркерам NRY (D=0.556), по мтДНК (D=0.050) и по аутосомным ДНК маркерам (D=0.0044). Расстояние от каждой из 20 популяций по каждой системе маркеров было представлено в долях от среднего расстояния по соответствующему маркеру. Полученный набор из 20 нормированных расстояний по маркерам NRY был упорядочен по возрастанию. Независимо был упорядочен по возрастанию набор расстояний по мтДНК и затем, также независимо –

набор расстояний по аутосомным ДНК маркерам. Три полученных распределения нанесены на график (рис. 39).

На графике **кривые для мтДНК и аутосомных маркеров практически совпадают и резко отличаются** по характеру от линии для **NRY**. На протяжении всего графика линии для мтДНК и аутосомных маркеров возрастают постепенно, и лишь последнее расстояние значительно больше предыдущих (для мтДНК это расстояние до абхазо-адыгских народов, для аутосомных маркеров – до греков). Форма кривой для маркеров NRY значительно отличается и, условно говоря, напоминает «экспоненту». Кривая относительно полого возрастает только до пятого-седьмого по счету расстояния (это расстояния до почти всех восточно-славянских популяций, вовлеченных в анализ), а затем начинает быстро возрастать. **Это явление, подтверждает, что по маркерам NRY в большей степени проявляются границы, выраженные в лингвистическом сходстве, отражающие единое этнокультурное пространство.**

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.4.1.

Сравнение характера генетической изменчивости маркеров NRY (отцовская линия наследования), мтДНК (материнская линия наследования) и аутосомных ДНК маркеров проведено путем сопоставления значений G_{ST} на разных уровнях популяционной иерархии, вычисления корреляций между расстояниями по трем системам генетических маркеров; определением корреляций межпопуляционных генетических расстояний по трем системам маркеров с географическими расстояниями и лингвистическими различиями; исследования распределения генетических расстояний от украинцев по трем системам генетических маркеров.

Разнообразие G_{ST} внутри украинского этноса по маркерам NRY всего в 1.5-3 раза выше разнообразия G_{ST} по митохндриальным и аутосомным маркерам. При сравнении же нескольких этносов и их групп, G_{ST} по маркерам NRY значительно выше, чем по маркерам мтДНК и аутосомных локусов.

Максимальная корреляция с географическими и лингвистическими расстояниями показана по маркерам NRY (r_S=0.7) для популяций Европы. Связь генетических расстояний по маркерам мтДНК и аутосомным ДНК маркерам с географическими и лингвистическими расстояниями значительно меньше (r_S=0.2-0.4).

На более высоких ступенях популяционной иерархии (популяция – народ – языковая группа), показано сходство разнообразия мтДНК, с одной стороны, с разнообразием NRY (по корреляции генетических расстояний), и с другой – с разнообразием аутосомных ДНК маркеров (по корреляции генетических расстояний, уровню внутриэтнического

разнообразия, характеру корреляций с географическими и лингвистическими расстояниями и по форме распределения генетических расстояний). Маркеры же NRY и аутосомные маркеры не показывают такого взаимного сходства. Разнообразие мтДНК, таким образом, занимает промежуточное положение между разнообразием NRY и аутосомных маркеров. Это, возможно, связано с меньшей эффективной численностью Y хромосом по сравнению с мтДНК, что приводит к возникновению некоторой разницы в действии дрейфа на разнообразие NRY и мтДНК и, в то же время, к некоторому сближению его эффекта на разнообразие мтДНК и аутосомных маркеров.

*Сходство многих параметров разнообразия митохондриальных и аутосомных маркеров на межэтническом уровне допускает их совместное применение для анализа генетических связей **украинцев** с окружающими народами в следующей главе (3.4.2 «Популяционная интерпретация сходства украинцев с другими народами Европы по трем типам ДНК маркеров»).*

3.4.2. Популяционная интерпретация сходства украинцев с другими народами Европы по трем типам ДНК маркеров

Генетические особенности украинских популяций

В главах 3.1, 3.2 и 3.3, соответствующих анализу по маркерам Y хромосомы, мтДНК и аутосомным ДНК маркерам, выявлены следующие закономерности:

Внутриэтническая изменчивость украинцев.

Генетическое сходство подольских и днепровских украинцев проявляется по данным об изменчивости как NRY, так и мтДНК. Наиболее отличаются от других украинских популяций по маркерам NRY – западные украинцы, по мтДНК и аутосомным маркерам – восточные украинцы. Общий характер изменчивости NRY четко выявляет в Европе обособленные кластеры популяций, и один из этих кластеров включает всех украинцев. По мтДНК и, в меньшей степени, аутосомным ДНК маркерам украинские популяции демонстрируют генетическую близость не только друг с другом, но и с другими окружающими популяциям.

Межэтническая изменчивость.

Основные свойства украинского генофонда по-разному проявляются по маркерам NRY, мтДНК и по аутосомным маркерам. Это связано как с различиями в особенностях

разнообразия самих ДНК маркеров, так и с разной ролью факторов «географии» и «истории» в формировании характера разнообразия ДНК маркеров:

1) Выявлена высокая связь разнообразия маркеров NRY с географическими и лингвистическими расстояниями (r_S=0.7), наличие которой подтверждено и кластерным, и картографическим анализом (рис. 19, 20)

2) Два других типа маркеров – мтДНК и аутосомные – в пределах Европы обнаруживают как одинаково менее интенсивную связь с лингвистическими и географическими расстояниями (r_S=0.2-0.4), так и меньший, чем для NRY, уровень изменчивости в регионе. Корреляция разнообразия между этими маркерами сравнительно высока и достоверна (r_S=0.4-0.5). Сходство характера разнообразия мтДНК и аутосомных маркеров в Европе позволяет считать, что временное отсутствие данных о разнообразии аутосомного генофонда для многих народов этого региона можно в первом приближении компенсировать анализом разнообразия маркеров мтДНК, хорошо изученных в Европе.

Таким образом, произведенное нами изучение украинского генофонда и его положения среди окружающих народов только по двум типам маркеров – NRY и мтДНК – адекватно отражает основные аспекты генетического разнообразия украинцев. Опишем особенности украинского генофонда, выявленные по разным маркерам.

По маркерам NRY проявляется наибольшее генетическое сходство украинцев с белорусами, юго-западными русскими и поляками, причем к этим группам населения менее всего близки западные украинцы. Такое отличие западных украинцев от этого населения сопровождается их наибольшим среди украинцев своеобразием по маркерам NRY, тяготением к более западным народам (словенам, словакам). Таким образом, мера сходства с этим населением связана с самой структурой генофонда украинцев на внутриэтническом уровне. Кроме того, по маркерам NRY к украинцам также близки все остальные западно- и восточнославянские популяции, за исключением северных русских и западных чехов. Сходство украинцев с южными славянами и балтоязычными народами по NRY не выявлено.

Основная особенность украинского генофонда по маркерам мтДНК отражает характер разнообразия мтДНК у большей части населения европейского региона: украинцы генетически сходны с широчайшим кругом популяций Европы (см. карту на рис. 31). На фоне этого разнообразия можно выделить несколько большее сходство украинцев с более северным населением (что согласуется с результатами анализа по маркерам NRY), включающим южных белорусов, юго-западных и западных русских, поляков (причем сходство с западными русскими и южными белорусами потвердилось и

по аутосомным ДНК маркерам). Это сходство наиболее выражено у подольских и западных украинцев, меньше – у днепровских, и в наименьшей степени – у восточных украинцев. Как и для маркеров NRY, наиболее отличающиеся по мтДНК от этого северного населения восточные украинцы проявляют и наибольшее своеобразие митохондриального генофонда. По мтДНК проявляется сходство отдельных групп украинцев с балтскими популяциями (латышами) и с южными славянами.

Итак, и по маркерам NRY, и по мтДНК сходство с населением, расположенным севернее, соотносится с самой структурой генофонда украинцев (по NRY и мтДНК состав этого генетически сходного с украинцами северного населения довольно близок). Степень сходства отдельных украинских популяций с этим населением определяет генетическую близость самих украинских популяций друг к другу.

Влияние генетического дрейфа на разнообразие Y хромосомы

Принято считать, что наибóльшая межпопуляционная изменчивость маркеров NRY (в сравнении и с мтДНК, и аутосомными маркерами) связана с таким явлением как патрилокальность (традиция, в соответствии с которой, после свадьбы жена переезжает жить в дом своего мужа). Эта традиция считается характерной для большого числа традиционных сообществ, в том числе – для древнего населения Европы [Jobling and Tyler-Smith, 2003]. Это, вообще говоря, означает меньшую подвижность мужского населения, по сравнению с женским. Но немаловажным фактором, ведущим к сходному эффекту, может быть и различие в эффективной численности (N_e) Y хромосом и митохондриальных ДНК [Seielstadt et al., 1998; Kittles et al., 1999]. Если N_e Y хромосом, меньше чем N_e мтДНК, то случайный дрейф генов, приводящий к увеличению G_{ST}, будет действовать сильнее именно на генофонд маркеров NRY, но не будет касаться в той же мере ни аутосомных маркеров, ни мтДНК. Это, в свою очередь, может служить объяснением обнаруженного сходства характера разнообразия мтДНК и аутосомных маркеров.

Если это так, то обнаружение нами наибольшего генетического сходства между украинцами именно по маркерам NRY требует объяснения, ведь большее воздействие генетического дрейфа на эту систему маркеров должно было бы привести к наибольшей дивергенции популяций по маркерам NRY. Но противоречия здесь нет: с одной стороны, как указано в предыдущей главе (глава 3.4.1, «Изменчивость украинцев по разным типам генетических маркеров»), различия между украинскими популяциями (G_{ST}) по маркерам NRY больше, чем таковые по мтДНК и аутосомным ДНК маркерам, что и отражает больший эффект дрейфа на разнообразие NRY (по сравнению с другими типами маркеров) даже на уровне отдельного этноса. С другой стороны, на более высоком уровне

популяционной иерархии, при сравнении народов, разрыв между G_{ST} по маркерам NRY и мтДНК ещё возрастает, причем по маркерам NRY разнообразие G_{ST} между этносами даже больше, чем разнообразие внутри отдельного этноса (украинцев). Иными словами, целые народы различаются по маркерам NRY еще сильнее, чем популяции одного народа.

Такая ситуация могла быть обеспечена сочетанием более сильного действия генного дрейфа на разнообразие NRY (по сравнению с мтДНК) и более интенсивных миграций мужчин в пределах этноса, чем за его пределами. Судя по еще большим генным различиям по маркерам NRY между языковыми подгруппами славянской языковой группы, перемещение мужского населения в пределах группы родственных по языку народов также происходило легче, чем за ее пределы.

Отражение разными типами генетических маркеров различных популяционных процессов в украинских популяциях

Итак, маркеры NRY более четко, чем маркеры мтДНК, отражают сходство популяций, родственных в языковом отношении (обнаружены высокие корреляции генетических расстояний по маркерам NRY с лингвистическими различиями популяций, r_S=0.7). «Языковой барьер», таким образом, соотносится с границей, внутри которой происходят более свободные перемещения мужчин и, соответственно, Y хромосом в географическом пространстве (но не соотносится в той же мере с границами, определяющими перемещения женщин). Языковые границы, в свою очередь, соотносятся с границами административными и государственными, или (говоря о более раннем времени) межплеменными. Исторические события, касающиеся именно таких границ и, соответственно, перемещений мужского населения, в большей мере влияют на разнообразие маркеров NRY. Хотя эти события должны влиять и на разнообразие мтДНК и аутосомных ДНК маркеров, межпопуляционное разнообразие этих маркеров – значительно ниже, чем у маркеров NRY, и «разрешающей способности» исследования их разнообразия, возможно, просто не хватает, чтобы выявить сходство групп населения на таком тонком уровне.

В отношении украинцев, эта ситуация проявляется в значительно большем круге популяций, к которым украинцы генетически близки по мтДНК и аутосомным маркерам, и меньшем круге таких популяций по маркерам NRY. Судя по тому, что более географически локализованы популяции, близкие к украинцам именно по маркерам NRY, можно предположить, что в разнообразии NRY в большей степени, чем в разнообразии других типов маркеров, можно разглядеть относительно недавние популяционные процессы и события. В поддержку этого говорит тот факт, что относительно недавно (в историческом плане) сформировавшееся украинское население, представленное в наших

данных восточноукраинской выборкой, отличается от других украинцев именно по маркерам мтДНК (но генетически сходно с другими украинцами по маркерам NRY). В данном случае различия по мтДНК отражают генетическое отличие населения сравниваемых территорий до формирования украинского населения на востоке современного этнического ареала.

Если сходство по маркерам NRY лучше отражает более поздние генетические связи населения, чем сходство по мтДНК, то взаимное сходство западно- и восточнославянских народов по маркерам NRY хромосомы может отражать процесс относительно недавнего расселения славян. Взаимное сходство целого круга восточно- и центральноевропейских популяций по мтДНК и аутосомным маркерам может отражать их более древние популяционные связи. Различное влияние более поздних, еще не завершившихся популяционных процессов (расселения, ассимиляции и др.) на разнообразие разных генетических маркеров и меньшая «чувствительность» разнообразия митохондриальных и аутосомных маркеров к недавним событиям, может быть связано с их небольшим межпопуляционным разнообразием. В результате, недавние популяционные события на этих маркерах отражаются меньше, а генетическое разнообразие в большей степени отражает постепенно накопившиеся за многие эпохи эффекты популяционных процессов, протекавших в регионе длительное время и установившихся очень давно.

Если это так, то можно определить соотношение основных особенностей украинского генофонда, сформулированных в начале настоящей главы, предположить, какие популяционно-генетические процессы это отражает. Вероятно, эти генетические особенности являются продуктом наложения целого ряда древних популяционных (миграционных) процессов, происходивших в Европе. Ранее высказывались гипотезы [Rosser et al., 2000; Semino et al., 2000; Underhill et al., 2001], что во время последнего ледникового максимума в Европе именно территории современной Украины (наряду с Иберийским полуостровом) остались нетронуты ледником и могли быть одним из источников заселения Европы после ухода ледника на север. «Погоня за ледником» могла стать самым первым миграционным процессом, установившим генетическое сходство современного населения Украины и населения значительной части Европы. Сколько еще миграционных процессов наложилось на этот, и насколько эти процессы усилили или заглушили это сходство – сложный научный вопрос, требующий специального исследования. Но можно с уверенностью сказать, что одним из таких процессов было расселение славян (см. главу 1.1 «История формирования современного населения Украины»). При всем богатстве точек зрения на область их сложения, известно, что

славяне затем распространились в Центральной, Восточной Европе и на Балканах, что, вероятнее всего, привело к возрастанию генетического сходства населения этих территорий.

По маркерам NRY выявляется генетическая общность, включающая западных и восточных славян. Возможно, ее сложение связано именно с расселением славян. В этом случае, необычно, что южные славяне (за исключением словенцев) не проявляют значительного генетического сходства с этой более северной общностью по маркерам NRY (сходные результаты показаны в работе [Rebala et al., 2007]). Хотя некоторые группы южных славян проявляют сходство по мтДНК и аутосомным ДНК маркерам с подольскими или западными украинцами, сложно сказать, насколько это сходство связано именно с расселением славян.

Касаясь традиционно поднимаемого вопроса о влиянии варягов на генофонд славян, можно отметить, что, действительно, по маркерам мтДНК и NRY намечается группирование части славян (включая украинцев) и норвежцев в одном генетическом кластере. Вряд ли это связано с присутствием варягов, отраженном в летописях, поскольку охватывает значительные территории на западе и, поэтому, видимо, связано с исторически сложившимися миграционными связями с популяциями значительной части Европы в более раннее время.

КРАТКИЕ ИТОГИ РАЗДЕЛА 3.4.2.

Внутриэтнические особенности: И по маркерам NRY (отцовская линия), и по мтДНК (материнская линия) выявлено генетическое сходство между центральными украинскими популяциями (подольской и днепровской). Генетическое сходство с центральными украинцами западных и восточных украинских популяций различно по разным системам генетических маркеров.

Сходство с окружающими популяциями: По маркерам NRY выявлена генетически единая группа, включающая исключительно украинцев и кубанских казаков. Она входит в генетическую общность, включающую западных и восточных славян. По маркерам мтДНК четыре украинские популяции наиболее генетически близки к другим народам Европы, а не друг к другу.

Можно выделить три основные особенности положения генофонда украинцев среди других народов Европы:

*1. **Значительное генетическое сходство украинцев с более северным населением (белорусами, западными русскими, поляками)**, которое наиболее четко проявляется в разнообразии NRY. Генетическим сходством изученных украинских популяций с этим*

кругом населения задается и степень генетической близости между самими украинцами. Так, западные украинцы, которые по маркерам NRY наиболее отличаются от этого населения, одновременно наиболее своеобразны по NRY среди украинцев. По мтДНК от этого же северного населения наиболее отличаются восточные украинцы, которые проявляют среди украинцев наибольшее генетическое своеобразие по мтДНК.

*2. **Сходство украинцев с более широким кругом славянских популяций: западными и восточными славянами** (кроме северных русских и западных чехов), **словенцами.** Это сходство менее выражено, чем сходство с северными соседями, но оно обнаруживается в географически более широком масштабе и ярко проявляется по маркерам NRY.*

*3. **Генетическое сходство по маркерам мтДНК со многими популяциями европейского региона,** в особенности – с славяно-, балто- и германоязычными народами.*

Указанные особенности определяют генетическую структуру украинского генофонда, взаимное генетическое сходство изученных нами украинских популяций.

Заключение

В результате проведенного исследования заполнено «белое пятно» на карте Европы – в генетическую летопись мира включены украинцы, детально изученные в отношении и их собственной пространственной изменчивости, и генетических связей с другими народами Европы.

Изучены четыре основные региональные популяции украинцев, охватывающие преобладающую часть антропологического и историко-этнографического разнообразия украинского народа: западные, подольские, днепровские, восточные украинцы. Впервые основные подразделения украинского этноса детально изучены по однородительским маркерам: маркерам NRY (410 человек) и митохондриальной ДНК (511 человек). Строгость сравнительного анализа результатов исследования по разным системам генетических маркеров обеспечивается тем, что по обеим линиям наследования – отцовской (NRY) и материнской (мтДНК) исследованы строго одни и те же популяции и практически одни и те же люди (по мтДНК добавлены еще 100 обследованных женщин). Для сопоставления результатов с данными о других типах маркеров, проведено изучение аутосомного ДНК полиморфизма, отражающего наиболее общие особенности популяционно-генетического разнообразия.

Проведен детальный анализ полиморфизма NRY и мтДНК: в изученных украинских популяциях обнаружено 19 гаплогрупп NRY и 34 гаплогруппы мтДНК. По частотам гаплогрупп NRY выявляется сходство украинцев с другими популяциями Восточной Европы. Некоторые гаплогруппы, свойственные украинцам, (I1b, E3b1) также распространены на Балканах, а другие – на севере Восточной Европы (N3, I1a). Гаплотипы мтДНК, встречающиеся у украинцев с частотой более 1%, распространены у населения Европы и соседних с ней регионов повсеместно и в основном не проявляют какой-либо более узкой локальной специфичности.

Сходство подольских и днепровских украинцев проявляется и по маркерам NRY (отцовская линия наследования) и мтДНК (материнская линия наследования). К этой группе популяций по маркерам NRY более генетически близки восточные украинцы, а по маркерам мтДНК – западные.

Проведено сравнение украинских популяций с народами Европы по маркерам NRY, мтДНК и по аутосомным маркерам. Наибольшее межпопуляционное разнообразие показано по маркерам NRY (1.09 у украинцев, 1.34 у восточных славян). Показатели межпопуляционного разнообразия по митохондриальным (0.49 у украинцев и 0.28 у

восточных славян) и аутосомным (0.38 у украинцев и 0.27 у восточных славян) маркерам – меньше по величине и сопоставимы друг с другом. Несмотря на то, что наибольшие абсолютные значения межпопуляционного разнообразия, таким образом, показаны по маркерам NRY, именно по ним проведено наиболее четкое выявление кластеров родственных популяций, а границы между кластерами популяций, генетических сходных по митохондриальным и аутосомным маркерам, значительно более размыты. Так, для украинцев по маркерам NRY четко выявляется кластер, включающий все украинские популяции. По митохондриальным и аутосомным маркерам украинские популяции, напротив, группируются с популяциями других народов и не входят в единый кластер.

Обнаружена высокая корреляция разнообразия маркеров NRY с географическими расстояниями и лингвистическими различиями между популяциями (r_S=0.7).

При взаимном сопоставлении изменчивости трех типов генетических маркеров, характер и величина межпопуляционных генетических расстояний по маркерам мтДНК хорошо коррелирует, с одной стороны, с генетическими расстояниями по маркерам NRY (r_S=0.47), и с другой – с расстояниями по аутосомным ДНК маркерам (r_S=0.40). Между тем, значения межпопуляционных расстояний по маркерам NRY и аутосомных ДНК маркеров коррелируют значительно меньше (r_S=0.29). Таким образом, генетические расстояния по мтДНК проявляют одновременное сходство с обоими типами маркеров – аутосомными и NRY.

Выявлены три основные особенности структуры генофонда украинцев, которые определяют особенности генетической структуры украинского генофонда, меру взаимного генетического сходства изученных нами украинских популяций. Первая особенность украинского генофонда проявляется в генетическом сходстве украинцев с группой популяций, расположенной к северу от украинского этнического ареала и включающей белорусов, поляков, юго-западных и западных русских. Наиболее четко эта связь выявляется по маркерам NRY. Генетическое сходство с этой группой популяций определяет меру взаимного генетического сходства между украинскими популяциями. Так, по маркерам NRY наиболее отличающиеся от населения этой северной группы западные украинцы одновременно наиболее своеобразны среди украинцев по маркерам NRY; по маркерам мтДНК больше других украинцев от этих северных популяций отличаются восточные украинцы, которые одновременно проявляют наибольшее генетическое своеобразие среди украинцев по мтДНК. В отличие от маркеров NRY, по маркерам мтДНК выявлено сходство украинцев с балтоязычными и южнославянскими народами.

Выводы

1. Сравнительное изучение по маркерам Y хромосомы (410 человек) и мтДНК (511 человек) четырех основных субэтнических групп украинцев выявило различия между их генофондами. Впервые анализ украинских популяций проведен по широкому спектру гаплогрупп Y хромосомы и мтДНК.
2. По маркерам Y хромосомы украинцы более сходны друг с другом, чем с популяциями других народов. По маркерам мтДНК каждая украинская популяция сходна не только с другими украинцами, но и с другими народами Европы. Наиболее генетически своеобразны по маркерам Y хромосомы западные украинцы, а по мтДНК – восточные. Центральные популяции (подольская и днепровская) объединяются в единый кластер по обоим типам маркеров, что согласуется с данными антропологии.
3. Оценки внутриэтнических различий между популяциями украинцев по маркерам Y хромосомы в полтора раза выше, чем по мтДНК. Однако расхождения оценок на межэтническом уровне еще значительней: народы Европы по Y хромосоме различаются на порядок больше, чем по мтДНК.
4. Генетические расстояния между популяциями Европы по маркерам мтДНК в равной степени коррелируют с расстояниями и по маркерам Y хромосомы, и по аутосомным ДНК маркерам. (r=0.4-0.5).
5. Межпопуляционное разнообразие Y хромосомы одинаково высоко коррелирует (r=0.7) в Европе и с географическими, и с лингвистическими расстояниями. Связь изменчивости митохондриальных и аутосомных маркеров с лингвистическими и географическими расстояниями выражена значительно слабее (r=0.2-0.4).
6. Наибольшее генетическое сходство по маркерам Y хромосомы и мтДНК украинцы проявили с белорусами, юго-западными русскими и поляками. Менее выраженное генетическое сходство обнаружено с остальными славянскими народами Восточной и Центральной Европы. Сходство с южными славянами, балтскими и германскими народами проявляется только по маркерам мтДНК.

Благодарности

Автор сердечно благодарит своего научного руководителя д.б.н. Е.В. Балановскую за предоставление важной и актуальной темы научной работы, за чуткую поддержку и за огромную помощь как в освоении всего того научного материала, который необходим для корректной постановки и проведения научного исследования, так и на всех этапах проделанной работы. Автор глубоко признателен своим родным, близким и домочадцам за помощь, поддержку и понимание в период написания и оформления работы. Автор не менее признателен коллективу Лаборатории популяционной генетики человека МГНЦ РАМН за всемерную поддержку и отзывчивость во время выполнения работы. Без их поддержки настоящая работа не могла бы быть завершена. Автор благодарен фондам РФФИ и РГНФ, на финансирование которых смога быть осуществлена настоящая работа.

Автор искренне благодарен О.П. Балановскому за всестороннюю помощь в освоении методов популяционной генетики, методов составления, ведения и обработки генетических данных, в сборе литературы и за творческие советы и поддержку на всем протяжении выполнения работы. Автор чрезвычайно признателен коллективу Эстонского Биоцентра (г. Тарту): руководителю Эстонского Биоцентра проф. Р. Виллемсу, Ю. Парику, д-ру Т. Кивисилду, д-ру С. Роотси, а также О.П. Балановскому за помощь в освоении молекулярно-генетических методов анализа ДНК, за ознакомление и помощь в освоении филогенетического древа однородительских маркеров. Автор выражает искреннюю благодарность С.А. Фроловой за помощь в типировании аутосомных маркеров. Автор сердечно благодарит н.с. Института Иммунологии МЗ РФ И.А. Гуськову за помощь в освоении методов выделенная ДНК и в выделении ДНК.

Автор глубоко благодарен Л.А. Атраментовой, М.Л. Ищуку, М.И. Чурносову за сбор и предоставление для исследования коллекций ДНК из украинских популяций. Автор глубоко признателен всем добровольным участникам исследования, сдавшим свою кровь для анализа.

Автор выражает глубокую благодарность В.П. Запорожченко и Э.А. Почешховой за предоставление возможности пользоваться базами данных об изменчивости мтДНК и аутосомных ДНК маркеров у народов мира, а также О.П. Балановскому, Д.С. Соловьевой, С.А. Фроловой, И.Н. Лепендиной, Х.Д. Дибировой и Р.И. Мансурову за предоставление возможности использовать их неопубликованные данные для сравнительного анализа.

Автор выражает свою искреннюю благодарность рецензенту и официальным оппонентам за согласие ознакомиться с настоящим трудом и вынести свое суждение.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеева Т.И. Освоение славянами Восточноевропейской равнины / Восточные славяне. Антропология и этническая история. Коллективная монография под ред. Т.И. Алексеевой. М.: Научный мир, 2002. 342 с.
2. Алексеева Т.И., Дяченко В.Д. Антропологический облик / Украинцы. Коллективная монография под ред. Н.С. Полищук и А.П. Пономарева. М.: Наука, 2000. 536 с.
3. Алексеева Т.И., Круц С.И. Древнейшее население Восточной Европы / Восточные славяне. Антропология и этническая история. Коллективная монография под ред. Т.И. Алексеевой. М.: Научный мир, 2002. 342 с.
4. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: ИКЦ «Академкнига», 2003. 432 с.
5. Балановская Е.В., Рычков Ю.Г. Геногеография: Гены человека на карте СССР. М.: Знание, 1990. 64 с.
6. Баран В.Д. Славяно-украинские древности / Украинцы. Коллективная монография под ред. Н.С. Полищук и А.П. Пономарева. М.: Наука, 2000. 536 с.
7. Березанская С.С., Отрощенко В.В., Чередниченко Н.Н., Шарафутдинова И.Н. Культуры эпохи бронзы на территории Украины / Київ: Наукова думка, 1986. 168 с.
8. Бромлей С.В. Восточнославянские языки как объхект лингвогеографии // Восточные славяне: Языки. История. Культура. К 85-летиб акад. В.И.Барковского. М. 1985.
9. Витов М.В. Антропологические данные как источник по истории колонизации Русского Севера / История СССР. 1964. № 6.
10. Генофонд и геногеография народонаселения / Под ред. Ю.Г.Рычкова: Том 1. Генофонд населения России и сопредельных стран. СПб.: Наука, 2000. 611 с.
11. Гинтер Е.К. Медицинская генетика. М.: Медицина, 2003. 448 с.
12. Гриценко П.Е. Украинский язык и говоры / Украинцы. Коллективная монография под ред. Н.С. Полищук и А.П. Пономарева. М.: Наука, 2000б. 536 с.
13. Громов В.П. Черкесия в XIX веке / Майкоп.1991. 264 с.
14. Дерябин В.Е. Многомерные биометрические методы для антропологов. Рукопись, депонированная в ВИНИТИ, 2001. 312 с.

15. Дерябин В.Е. Современные восточно-славянские народы / Восточные славяне. Антропология и этническая история. Коллективная монография под ред. Т.И. Алексеевой. М.: Научный мир, 2002а. 342 с.

16. Дерябин В.Е. Этническая антропология современных славянских народов Восточной Европы. Многомерное количественное изучение / Москва.Рукопись, депонированная в ВИНИТИ. 2002б. 256 с.

17. Ефимова С.Г. Население Восточной Европы в эпоху железа и позднеримское время / Восточные славяне. Антропология и этническая история. Коллективная монография под ред. Т.И. Алексеевой. М.: Научный мир, 2002. 342 с.

18. Кулланда С.В. Lingua Scythica ad usum historici // Древности скифской эпохи. Сб. ст. М. ИА РАН. 2006. 428 с.

19. Курбатова О.Л., Победоносцева Е.Ю., Свежинский Е.А. Генетико-демографические процессы в московской популяции в середине 1990-х годов. Миграция и эмиграция как факторы изменения генетического разнообразия популяции // Генетика. 1997. Т.33. №12. С.1688-1696.

20. Кухаренко Ю.В. Полесье и его место в процессе этногенеза славян / Полесье: лингвистика. Археология. Топонимика. М., 1968.

21. Малярчук Б.А., Деренко М.В., Денисова Г.А., Нассири М.Р., Рогаев Е.И. Полиморфизм митохондриальной ДНК в популяциях каспийского региона и южной части Восточной Европы // Генетика человека. 2002. № 38. С. 534-538.

22. Перевозчиков И.В. Проблема «третьей» расы. / Горизонты антропологии. Труды меджународной научной конференции памяти акад. В.П. Алексеева. М.: Наука, 2003. 588 с.

23. Пономарев А.П. Историко-этнографическое районирование / Украинцы. Коллективная монография под ред. Н.С. Полищук и А.П. Пономарева. М.: Наука, 2000а. 536 с.

24. Пономарев А.П. Начало украинской истории / Украинцы. Коллективная монография под ред. Н.С. Полищук и А.П. Пономарева. М.: Наука, 2000б. 536 с.

25. Происхождение и этническая история русского народа / М: ТИЭ. 1965. Т. 88.

26. Пшеничнов А.С., Балановский О.П., Атраментова Л.А., Ищук М.Л, Тегако О.В., Виллемс Р., Балановская Е.В. Украинцы, русские и белорусы среди их соседей по Европе: свидетельства мтДНК и Y-хромосомы // VII Конгресс этнографов и антропологов России. Москва. 2007. – С. 275.

27. Рычков Ю.Г., Ящук (Балановская) Е.В. Генетика и этногенез // Вопр. антропологии. 1980. № 64. С. 23-39.

28. Рычков Ю.Г., Ящук (Балановская) Е.В. Генетика и этногенез: Состояние и тенденции генетического процесса в связи с особенностями развития народонаселения Европы (зарубежной)// Вопр. антропол. 1983. Вып.72. С.3-17.

29. Рычков Ю.Г., Балановская Е.В. Генетическая память об этногенезе // Этнические связи народов севера Азии и Америки (по данным антропологии) / Ред. М.С. Великанова, И.М.Золотарева. М.: Наука, 1986. С. 149-166.

30. Рычков Ю.Г., Рычков А.В., Балановская Е.В., Батсуурь Ж., Белковский А.Н., Будилова Е.В., Терехин А.Т. Геногеография народонаселения: опыт компьютерного картографирования популяционно генетических данных// Генетика. 1990. Т.26. С.332-340.

31. Седов В.В. Освоение славянами Восточно-Европейской равнины / Восточные славяне. Антропология и этническая история. Коллективная монография под ред. Т.И. Алексеевой. М.: Научный мир, 2002. 342 с.

32. Серебровский А.С. Генофонд и геногеография сельскохозяйственных животных СССР // Научное слово. 1928. №9. - С. 3-22.

33. Спицын В.А., Куххойзер В., Макаров С.В., Бычковская Л.С., Пай Г.В., Балановский О.П., Афанасьева И.С. Русский генофонд. Частоты генетических маркеров // Генетика. 2001. Т. 37. № 3. С. 386-401.

34. Хуснутдинова Э.К., Кутуев И.А., Хусаинова Р.И., Бермишева М., Ахметова В.Л., Виллемс Р. Этногеномика тюркских и финноязычных народов Волго-Уральского региона Средней Азии и Северного Кавказа // Медицинская генетика. 2004. Т. 3. № 6. С. 259-268.

35. Алексееу В.П., Вітау М.У., Цягака Л.І. Расавая геаграфія беларусау і праблемы этнагенезу / Мінск. 1994.

36. Генсьорський А.І. Галицко-Волинський літопис: Процес складання, редакції, редактори / Київ. 1958.

37. Грушевський М. Ілюстрована історія України // Київ: Наукова думка. 1992. 544 с.

38. Дяченко В.Д. Антропологічний склад украінського народу. Порівняльне дослідження народів УРСР і суміжних територій / Київ: Наукова думка. 1965.

39. Історія України / Київ: виданичий дім Альтернативи, 1997, 424 с.

40. Сегеда С. Антропологія / Київ: Либідь. 2001. 336 с.

41. Adams J, Otte M. Did Indo-European languages spread before farming? // Current Anthropology. 1999. № 40. – С. 73–77.

42. Adcock G., Dennis E. S., Easteal S., Huttley G. A., Jermiin L. S., Peacock W. J., Thorne A. Mitochondrial DNA sequences in ancient Australians: Implications for modern human origins // PNAS. 2001. Том 98. №2. С. 537-542.

43. Anderson S., Bankier A.T., Barrell B.G. et al. Sequence and organization of the human mitochondrial genome // Nature. 1981. № 290. С. 457-465.

44. Andrews R.M., Kubacka I., Chinnery P.F. et al. Reanalysis and revision of the Cambridge reference sequence for human mitochondrial DNA // Nature Genetics, 1999. Oct. Том 23.

45. Baasner A, Madea B. Sequence polymorphisms of the mitochondrial DNA control region in 100 German Caucasians // Journal of Forensic Science. 2000 Nov;45(6):1343-8.

46. Babalini C, Martinez-Labarga C, Tolk HV, Kivisild T, Giampaolo R, Tarsi T, Contini I, Barac L, Janicijevic B, Martinovic Klaric I, Pericic M, Sujoldzic A, Villems R, Biondi G, Rudan P, Rickards O. The population history of the Croatian linguistic minority of Molise (southern Italy): a maternal view // European Journal of Human Genetics. 2005 Aug;13(8):902-12.

47. Balanovsky O, Pocheshkhova E, Pshenichnov A, Solovieva D, Kuznetsova M, Voronko O, Churnosov M, Tegako O, Atramentova L, Lavryashina M, Evseeva I, Borinska S, Boldyreva M, Dubova N, Balanovska E. Is spatial distribution of the HIV-1-resistant CCR5Delta32 allele formed by ecological factors? //Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Sciences. 2005 Jul;24(4):375-82.

48. Bandelt H.J., Quintana-Murci L. et al. The Fingerprint of Fantom Mutations in Mitochondrial DNA Data // American Journal of Human Genetics. 2002. Том 71. С. 1150-1160.

49. Bandelt HJ, Kong QP, Parson W, Salas A. More evidence for non-maternal inheritance of mitochondrial DNA? // Journal of Medical Genetics. 2005a Dec;42(12):957-60.

50. Bandelt HJ. Mosaics of ancient mitochondrial DNA: positive indicators of nonauthenticity // European Journal of Human Genetics. 2005б Oct;13(10):1106-12.

51. Barać L, Pericić M, Klarić IM, Rootsi S, Janićijević B, Kivisild T, Parik J, Rudan I, Villems R, Rudan P. Y chromosomal heritage of Croatian population and its island isolates // European Journal of Human Genetics. 2003 Jul;11(7):535-42.

52. Bedoya G, Montoya P, García J, Soto I, Bourgeois S, Carvajal L, Labuda D, Alvarez V, Ospina J, Hedrick PW, Ruiz-Linares A. Admixture dynamics in Hispanics: a shift in the nuclear genetic ancestry of a South American population isolate // Proceedings of the National Academy of Sciences U S A. 2006 May 9;103(19):7234-9.

53. Behar DM, Hammer MF, Garrigan D, Villems R, Bonne-Tamir B, Richards M, Gurwitz D, Rosengarten D, Kaplan M, Della Pergola S, Quintana-Murci L, Skorecki K. MtDNA evidence for a genetic bottleneck in the early history of the Ashkenazi Jewish population // European Journal of Human Genetics. 2004 May;12(5):355-64.

54. Behar DM, Metspalu E, Kivisild T, Achilli A, Hadid Y, Tzur S, Pereira L, Amorim A, Quintana-Murci L, Majamaa K, Herrnstadt C, Howell N, Balanovsky O, Kutuev I, Pshenichnov A, Gurwitz D, Bonne-Tamir B, Torroni A, Villems R, Skorecki K. The matrilineal ancestry of Ashkenazi Jewry: portrait of a recent founder event // American Journal of Human Genetics. 2006. № 78(3). – C. 487-497.

55. Belyaeva O., Bermisheva M., Khrunin A., Slominsky P., Bebyakova N., Khusnutdiniva E., Mikulich A. and Limborska S. Mitochondrial DNA Variations in Russian and Belorussian Populations // Human Biology. 2003. Том 75. № 5. C. 647–660.

56. Bermisheva M, Tambets K, Villems R, Khusnutdinova E. Diversity of mitochondrial DNA haplotypes in ethnic populations of the Volga-Ural region of Russia // Mol Biol (Mosk). 2002 Nov-Dec;36(6):990-1001.

57. Bertranpetit J, Sala J, Calafell F, Underhill PA, Moral P, Comas D. Human mitochondrial DNA variation and the origin of Basques // Annals of Human Genetics. 1995 Jan;59(Pt 1):63-81.

58. Bogácsi-Szabó E, Kalmár T, Csányi B, Tömöry G, Czibula A, Priskin K, Horváth F, Downes CS, Raskó I. Mitochondrial DNA of ancient Cumanians: culturally Asian steppe nomadic immigrants with substantially more western Eurasian mitochondrial DNA lineages // Human Biology. 2005 Oct;77(5):639-62.

59. Bosch E, Calafell F, González-Neira A, Flaiz C, Mateu E, Scheil HG, Huckenbeck W, Efremovska L, Mikerezi I, Xirotiris N, Grasa C, Schmidt H, Comas D. Paternal and maternal lineages in the Balkans show a homogeneous landscape over linguistic barriers, except for the isolated Aromuns // Annals of Human Genetics. 2006 Jul;70(Pt 4):459-87.

60. Bosch E, Lee AC, Calafell F, Arroyo E, Henneman P, de Knijff P, Jobling MA. High resolution Y chromosome typing: 19 STRs amplified in three multiplex reactions // Forensic Science International. 2002 Jan 24;125(1):42-51.

61. Calafell F, Underhill P, Tolun A, Angelicheva D, Kalaydjieva L. From Asia to Europe: mitochondrial DNA sequence variability in Bulgarians and Turks // Annals of Human Genetics. 1996 Jan;60(Pt 1):35-49.

62. Carvajal-Carmona LG, Ophoff R, Service S, Hartiala J, Molina J, Leon P, Ospina J, Bedoya G, Freimer N, Ruiz-Linares A. Genetic demography of Antioquia (Colombia) and the Central Valley of Costa Rica // Human Genetics. 2003 May;112(5-6):534-41.

63. Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A. History and Geography of Human Genes. Princeton / Princeton University Press. 1994. 1069 c.

64. Cinnioğlu C, King R, Kivisild T, Kalfoğlu E, Atasoy S, Cavalleri GL, Lillie AS, Roseman CC, Lin AA, Prince K, Oefner PJ, Shen P, Semino O, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA. Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia // Human Genetics. 2004 Jan;114(2):127-48.

65. Comas D, Calafell F, Bendukidze N, Fañanás L, Bertranpetit J. Georgian and kurd mtDNA sequence analysis shows a lack of correlation between languages and female genetic lineages // American Journal of Physical Anthropology. 2000 May;112(1):5-16.

66. Comas D, Plaza S, Wells RS, Yuldaseva N, Lao O, Calafell F, Bertranpetit J. Admixture, migrations, and dispersals in Central Asia: evidence from maternal DNA lineages // European Journal of Human Genetics. 2004 Jun;12(6):495-504.

67. Corte-Real HB, Macaulay VA, Richards MB, Hariti G, Issad MS, Cambon-Thomsen A, Papiha S, Bertranpetit J, Sykes BC. Genetic diversity in the Iberian Peninsula determined from mitochondrial sequence analysis // Annals of Human Genetics. 1996 Jul;60(Pt 4):331-50.

68. Crespillo M, Luque JA, Paredes M, Fernandez R, Ramirez E, Valverde JL. Mitochondrial DNA sequences for 118 individuals from northeastern Spain // International Journal of Legal Medicine. 2000;114(1-2):130-2.

69. Cruciani F, La Fratta R, Santolamazza P, Sellitto D, Pascone R, Moral P, Watson E, Guida V, Colomb EB, Zaharova B, Lavinha J, Vona G, Aman R, Cali F, Akar N, Richards M, Torroni A, Novelletto A, Scozzari R. Phylogeographic analysis of haplogroup E3b (E-M215) y chromosomes reveals multiple migratory events within and out of Africa // American Journal of Human Genetics. 2004 May;74(5):1014-22.

70. Derenko MV, Maliarchuk BA. Comparative analysis of RFLP of mitochondrial DNA in Eastern Slavic populations in Russia // Genetika. 1996 Jun;32(6):815-21.

61. Calafell F, Underhill P, Tolun A, Angelicheva D, Kalaydjieva L. From Asia to Europe: mitochondrial DNA sequence variability in Bulgarians and Turks // Annals of Human Genetics. 1996 Jan;60(Pt 1):35-49.

62. Carvajal-Carmona LG, Ophoff R, Service S, Hartiala J, Molina J, Leon P, Ospina J, Bedoya G, Freimer N, Ruiz-Linares A. Genetic demography of Antioquia (Colombia) and the Central Valley of Costa Rica // Human Genetics. 2003 May;112(5-6):534-41.

63. Cavalli-Sforza L.L., Menozzi P., Piazza A. History and Geography of Human Genes. Princeton / Princeton University Press. 1994. 1069 c.

64. Cinnioğlu C, King R, Kivisild T, Kalfoğlu E, Atasoy S, Cavalleri GL, Lillie AS, Roseman CC, Lin AA, Prince K, Oefner PJ, Shen P, Semino O, Cavalli-Sforza LL, Underhill PA. Excavating Y-chromosome haplotype strata in Anatolia // Human Genetics. 2004 Jan;114(2):127-48.

65. Comas D, Calafell F, Bendukidze N, Fañanás L, Bertranpetit J. Georgian and kurd mtDNA sequence analysis shows a lack of correlation between languages and female genetic lineages // American Journal of Physical Anthropology. 2000 May;112(1):5-16.

66. Comas D, Plaza S, Wells RS, Yuldaseva N, Lao O, Calafell F, Bertranpetit J. Admixture, migrations, and dispersals in Central Asia: evidence from maternal DNA lineages // European Journal of Human Genetics. 2004 Jun;12(6):495-504.

67. Corte-Real HB, Macaulay VA, Richards MB, Hariti G, Issad MS, Cambon-Thomsen A, Papiha S, Bertranpetit J, Sykes BC. Genetic diversity in the Iberian Peninsula determined from mitochondrial sequence analysis // Annals of Human Genetics. 1996 Jul;60(Pt 4):331-50.

68. Crespillo M, Luque JA, Paredes M, Fernandez R, Ramirez E, Valverde JL. Mitochondrial DNA sequences for 118 individuals from northeastern Spain // International Journal of Legal Medicine. 2000;114(1-2):130-2.

69. Cruciani F, La Fratta R, Santolamazza P, Sellitto D, Pascone R, Moral P, Watson E, Guida V, Colomb EB, Zaharova B, Lavinha J, Vona G, Aman R, Cali F, Akar N, Richards M, Torroni A, Novelletto A, Scozzari R. Phylogeographic analysis of haplogroup E3b (E-M215) y chromosomes reveals multiple migratory events within and out of Africa // American Journal of Human Genetics. 2004 May;74(5):1014-22.

70. Derenko MV, Maliarchuk BA. Comparative analysis of RFLP of mitochondrial DNA in Eastern Slavic populations in Russia // Genetika. 1996 Jun;32(6):815-21.

82. Helgason A, Sigureth ardóttir S, Gulcher JR, Ward R, Stefánsson K. mtDNA and the origin of the Icelanders: deciphering signals of recent population history // American Journal of Human Genetics. 2000 Mar;66(3):999-1016.

83. Herrnstadt C, Elson JL, Fahy E, Preston G, Turnbull DM, Anderson C, Ghosh SS, Olefsky JM, Beal MF, Davis RE, Howell N. Reduced-median-network analysis of complete mitochondrial DNA coding-region sequences for the major African, Asian, and European haplogroups // American Journal of Human Genetics. 2002 May;70(5):1152-71.

84. Horai S., Hayasaka K., Kondo R. et al. Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs // Proc. Natl. Acad. USA. 1995. № 92. C. 532-536.

85. Jehaes E., Pfeiffer H., Toprak K., Decorte R., Brinkmann B., Cassiman J. J. Mitochondrial DNA analysis of the putative heart of Louis XVII, son of Louis XVI and Marie-Antoinette // American Journal Human Genetics. 2001. № 9. C. 185-190.

86. Jobling MA, Tyler-Smith C. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age // Nat Rev Genet. 2003 Aug;4(8):598-612.

87. Jorde LB, Watkins WS, Bamshad MJ, Dixon ME, Ricker CE, Seielstad MT, Batzer MA. The distribution of human genetic diversity: a comparison of mitochondrial, autosomal, and Y-chromosome data // American Journal of Human Genetics. 2000 Mar; 66(3):979-88.

88. Karafet T, Xu L, Du R, Wang W, Feng S, Wells RS, Redd AJ, Zegura SL, Hammer MF. Paternal population history of East Asia: sources, patterns, and microevolutionary processes // American Journal of Human Genetics. 2001 Sep;69(3):615-28.

89. Karafet TM, Osipova LP, Gubina MA, Posukh OL, Zegura SL, Hammer MF. High levels of Y-chromosome differentiation among native Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of life // Human Biology. 2002 Dec;74(6):761-89.

90. Karlsson AO, Wallerström T, Götherström A, Holmlund G. Y-chromosome diversity in Sweden - a long-time perspective // European Journal of Human Genetics. 2006 Aug;14(8):963-70.

91. Kasperaviciūte D, Kucinskas V, Stoneking M. Y chromosome and mitochondrial DNA variation in Lithuanians // Annals of Human Genetics. 2004 Sep;68(Pt 5):438-52.

92. Kayser M, Brauer S, Weiss G, Schiefenhövel W, Underhill PA, Stoneking M. Independent histories of human Y chromosomes from Melanesia and Australia // American Journal of Human Genetics. 2001 Jan;68(1):173-190.

82. Helgason A, Sigureth ardóttir S, Gulcher JR, Ward R, Stefánsson K. mtDNA and the origin of the Icelanders: deciphering signals of recent population history // American Journal of Human Genetics. 2000 Mar;66(3):999-1016.

83. Herrnstadt C, Elson JL, Fahy E, Preston G, Turnbull DM, Anderson C, Ghosh SS, Olefsky JM, Beal MF, Davis RE, Howell N. Reduced-median-network analysis of complete mitochondrial DNA coding-region sequences for the major African, Asian, and European haplogroups // American Journal of Human Genetics. 2002 May;70(5):1152-71.

84. Horai S., Hayasaka K., Kondo R. et al. Recent African origin of modern humans revealed by complete sequences of hominoid mitochondrial DNAs // Proc. Natl. Acad. USA. 1995. № 92. C. 532-536.

85. Jehaes E., Pfeiffer H., Toprak K., Decorte R., Brinkmann B., Cassiman J. J. Mitochondrial DNA analysis of the putative heart of Louis XVII, son of Louis XVI and Marie-Antoinette // American Journal Human Genetics. 2001. № 9. C. 185-190.

86. Jobling MA, Tyler-Smith C. The human Y chromosome: an evolutionary marker comes of age // Nat Rev Genet. 2003 Aug;4(8):598-612.

87. Jorde LB, Watkins WS, Bamshad MJ, Dixon ME, Ricker CE, Seielstad MT, Batzer MA. The distribution of human genetic diversity: a comparison of mitochondrial, autosomal, and Y-chromosome data // American Journal of Human Genetics. 2000 Mar; 66(3):979-88.

88. Karafet T, Xu L, Du R, Wang W, Feng S, Wells RS, Redd AJ, Zegura SL, Hammer MF. Paternal population history of East Asia: sources, patterns, and microevolutionary processes // American Journal of Human Genetics. 2001 Sep;69(3):615-28.

89. Karafet TM, Osipova LP, Gubina MA, Posukh OL, Zegura SL, Hammer MF. High levels of Y-chromosome differentiation among native Siberian populations and the genetic signature of a boreal hunter-gatherer way of life // Human Biology. 2002 Dec;74(6):761-89.

90. Karlsson AO, Wallerström T, Götherström A, Holmlund G. Y-chromosome diversity in Sweden - a long-time perspective // European Journal of Human Genetics. 2006 Aug;14(8):963-70.

91. Kasperaviciūte D, Kucinskas V, Stoneking M. Y chromosome and mitochondrial DNA variation in Lithuanians // Annals of Human Genetics. 2004 Sep;68(Pt 5):438-52.

92. Kayser M, Brauer S, Weiss G, Schiefenhövel W, Underhill PA, Stoneking M. Independent histories of human Y chromosomes from Melanesia and Australia // American Journal of Human Genetics. 2001 Jan;68(1):173-190.

93. Keyser-Tracqui C, Ludes B. Methods for the study of ancient DNA // Methods of Molecular Biology. 2005;297:253-64.

94. Kharkov V.N., Stepanov V.A., Borinskaya S. A., Kozhekbaeva Zh. M., Gusar V. A., Grechanina E. Ya., Puzyrev V. P., Khusnutdinova E. K., Yankovsky N. K. Gene Pool Structure of Eastern Ukrainians as Inferred from the Y-Chromosome Haplogroups // Genetika. 2004. T. 40. № 3. – C. 326–331.

95. Khar'kov VN, Stepanov VA, Feshchenko SP, Borinskaia SA, Iankovskii NK, Puzyrev VP. Frequencies of Y chromosome binary haplogroups in Belarussians // Genetika. 2005 Aug;41(8):1132-6.

96. Kittles RA, Bergen AW, Urbanek M, Virkkunen M, Linnoila M, Goldman D, Long JC. Autosomal, mitochondrial, and Y chromosome DNA variation in Finland: evidence for a male-specific bottleneck // American Journal of Physical Anthropology. 1999 Apr;108(4):381-99.

97. Kivisild T, Bamshad MJ, Kaldma K, Metspalu M, Metspalu E, Reidla M, Laos S, Parik J, Watkins WS, Dixon ME, Papiha SS, Mastana SS, Mir MR, Ferak V, Villems R. Deep common ancestry of indian and western-Eurasian mitochondrial DNA lineages // Current Biology. 1999 Nov 18;9(22):1331-4.

98. Kivisild T, Reidla M, Metspalu E, Rosa A, Brehm A, Pennarun E, Parik J, Geberhiwot T, Usanga E, Villems R. Ethiopian mitochondrial DNA heritage: tracking gene flow across and around the gate of tears // American Journal of Human Genetics. 2004 Nov;75(5):752-70.

99. Kong QP, Yao YG, Liu M, Shen SP, Chen C, Zhu CL, Palanichamy MG, Zhang YP. Mitochondrial DNA sequence polymorphisms of five ethnic populations from northern China // Human Genetics. 2003 Oct;113(5):391-405.

100. Kozhekbaeva GM, Borodina TA, Borinskaia SA, Gusar VA, Feshchenko SP, Akhmetova VL, Khusainova RI, Gupalo EIu, Spitsyn VA, Grechanina EIa, Khusnutdinova K, Iankovskiĭ NK. Distribution of the HIV-1 resistance-conferring alleles (CCR5delta32, CCR2-64I, and SDF1 3'A) in Russian, Ukrainian, and Belarusian populations // Genetika. 2004 Oct;40(10):1394-401.

101. Kravchenko SA, Slominskiĭ PA, Bets LA, Stepanova AV, Mikulich AI, Limborskaia SA, Livshits LA. Polymorphism of the STR-locus of Y chromosomes in Eastern Slavs in three populations from Belorussia, Russia and the Ukraine // Genetika. 2002 Jan;38(1):97-104.

102. Lahermo P, Sajantila A, Sistonen P, Lukka M, Aula P, Peltonen L, Savontaus ML. The genetic relationship between the Finns and the Finnish Saami (Lapps): analysis of nuclear DNA and mtDNA // American Journal of Human Genetics. 1996 Jun;58(6):1309-22.

103. Lahn B.T., Page D.C. Functional coherence of the human Y chromosome // Science. 1997. T. 278. - C. 675-680.

104. Lahr MM, Foley RA. Towards a theory of modern human origins: geography, demography, and diversity in recent human evolution // American Journal of Physical Anthropology. 1998;Suppl 27:137-76.

105. Laitinen V, Lahermo P, Sistonen P, Savontaus ML. Y-chromosomal diversity suggests that Baltic males share common Finno-Ugric-speaking forefathers // Human Heredity. 2002;53(2):68-78.

106. Lappalainen T, Koivumaki S, Salmela E, Huoponen K, Sistonen P, Savontaus ML, Lahermo P. Regional differences among the Finns: a Y-chromosomal perspective // Gene. 2006 Jul 19;376(2):207-15.

107. Larruga JM, Diez F, Pinto FM, Flores C, Gonzalez AM. Mitochondrial DNA characterisation of European isolates: the Maragatos from Spain // European Journal of Human Genetics. 2001 Sep;9(9):708-16.

108. Lell JT, Sukernik RI, Starikovskaya YB, Su B, Jin L, Schurr TG, Underhill PA, Wallace DC. The dual origin and Siberian affinities of Native American Y chromosomes // American Journal of Human Genetics. 2002 Jan;70(1):192-206. Epub 2001 Nov 30.

109. Limborska SA, Balanovsky OP, Balanovskaya EV, Slominsky PA, Schadrina MI, Livshits LA, Kravchenko SA, Pampuha VM, Khusnutdinova EK, Spitsyn VA. Analysis of CCR5Delta32 geographic distribution and its correlation with some climatic and geographic factors // Human Heredity. 2002;53(1):49-54.

110. Loogväli EL, Roostalu U, Malyarchuk BA, Derenko MV, Kivisild T, Metspalu E, Tambets K, Reidla M, Tolk HV, Parik J, Pennarun E, Laos S, Lunkina A, Golubenko M, Barac L, Pericic M, Balanovsky OP, Gusar V, Khusnutdinova EK, Stepanov V, Puzyrev V, Rudan P, Balanovska EV, Grechanina E, Richard C, Moisan JP, Chaventré A, Anagnou NP, Pappa KI, Michalodimitrakis EN, Claustres M, Gölge M, Mikerezi I, Usanga E, Villems R. Disuniting uniformity: a pied cladistic canvas of mtDNA haplogroup H in Eurasia // Molecular Biology and Evolution. 2004 Nov;21(11):2012-21.

111. Luca F, Di Giacomo F, Benincasa T, Popa LO, Banyko J, Kracmarova A, Malaspina P, Novelletto A, Brdicka R. Y-chromosomal variation in the Czech Republic // American Journal of Physical Anthropology. 2007 Jan;132(1):132-9.

112. Lutz S, Weisser HJ, Heizmann J, Pollak S. Location and frequency of polymorphic positions in the mtDNA control region of individuals from Germany // International Journal of Legal Medicine. 1998;111(2):67-77.

113. Maca-Meyer N, Gonzalez AM, Larruga JM, Flores C, Cabrera VM. Major genomic mitochondrial lineages delineate early human expansions // BMC Genetics. 2001;2:13.

114. Maca-Meyer N, González AM, Pestano J, Flores C, Larruga JM, Cabrera VM. Mitochondrial DNA transit between West Asia and North Africa inferred from U6 phylogeography // BMC Genetics. 2003a Oct 16;4:15.

115. Maca-Meyer N, Sánchez-Velasco P, Flores C, Larruga JM, González AM, Oterino A, Leyva-Cobián F. Y chromosome and mitochondrial DNA characterization of Pasiegos, a human isolate from Cantabria (Spain) // Annals of Human Genetics. 2003a Jul;67(Pt 4):329-39.

116. Macaulay M., Richards M., Hickey E. et al. The Emerging Tree of West Eurasian mtDNAs: A Synthesis of Control-Region Sequences and RFLPs // American Journal Human Genetics. 1999. Том 64. С. 232–249.

117. Malyarchuk B, Derenko M, Grzybowski T, Lunkina A, Czarny J, Rychkov S, Morozova I, Denisova G, Miścicka-Sliwka D. Differentiation of mitochondrial DNA and Y chromosomes in Russian populations // Human Biology. 2004 Dec;76(6):877-900.

118. Malyarchuk BA, Derenko MV. Mitochondrial DNA variability in Russians and Ukrainians: implication to the origin of the Eastern Slavs // Annals of Human Genetics. 2001 Jan;65(Pt 1):63-78.

119. Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Drobnic K, Miscicka-Sliwka D. Mitochondrial DNA variability in Bosnians and Slovenians // Annals of Human Genetics. 2003 Sep;67(Pt 5):412-25.

120. Malyarchuk BA, Grzybowski T, Derenko MV, Czarny J, Miścicka-Sliwka D. Mitochondrial DNA diversity in the Polish Roma // Annals of Human Genetics. 2006 Mar;70(Pt 2):195-206.

121. Malyarchuk BA, Rogozin IB, Berikov VB, Derenko MV. Analysis of phylogenetically reconstructed mutational spectra in human mitochondrial DNA control region // Human Genetics. 2002 Jul;111(1):46-53.

122. Marjanovic D, Fornarino S, Montagna S, Primorac D, Hadziselimovic R, Vidovic S, Pojskic N, Battaglia V, Achilli A, Drobnic K, Andjelinovic S, Torroni A, Santachiara-Benerecetti AS, Semino O. The peopling of modern Bosnia-Herzegovina: Y-chromosome

haplogroups in the three main ethnic groups // Annals of Human Genetics. 2005 Nov;69(Pt 6):757-63.

123. McEvoy B, Richards M, Forster P, Bradley DG. The Longue Durée of genetic ancestry: multiple genetic marker systems and Celtic origins on the Atlantic facade of Europe // American Journal of Human Genetics. 2004 Oct;75(4):693-702.

124. Meinilä M, Finnilä S, Majamaa K. Evidence for mtDNA admixture between the Finns and the Saami // Human Heredity. 2001;52(3):160-70.

125. Metspalu online datasets: NCBI (www.ncbi.nlm.nih.gov)

126. Mogentale-Profizi N, Chollet L, Stévanovitch A, Dubut V, Poggi C, Pradié MP, Spadoni JL, Gilles A, Béraud-Colomb E. Mitochondrial DNA sequence diversity in two groups of Italian Veneto speakers from Veneto // Annals of Human Genetics. 2001 Mar;65(Pt 2):153-66.

127. Nasidze I, Ling EY, Quinque D, Dupanloup I, Cordaux R, Rychkov S, Naumova O, Zhukova O, Sarraf-Zadegan N, Naderi GA, Asgary S, Sardas S, Farhud DD, Sarkisian T, Asadov C, Kerimov A, Stoneking M. Mitochondrial DNA and Y-chromosome variation in the Caucasus // Annals of Human Genetics. 2004 May;68(Pt 3):205-21.

128. Nei M. Molecular population genetics and evolution / Amsterdam: North-Holland Publ.C. 1975. 290 стр.

129. Oota H, Settheetham-Ishida W, Tiwawech D, Ishida T, Stoneking M. Human mtDNA and Y-chromosome variation is correlated with matrilocal versus patrilocal residence // Natal Genetics. 2001 Sep;29(1):20-1.

130. Otte M. In The World at 18000 BP/ Лондон: O. Soffer, C. Gamble, Eds. (Unwin Hyman, London). 1990. T.1. – C. 54-68.

131. Ovchinnikov I., Goodwin W. The Isolation and Identification of Neanderthal Mitochondrial DNA // Profiles in DNA. 2001. №1

132. Passarino G, Cavalleri GL, Lin AA, Cavalli-Sforza LL, Borresen-Dale AL, Underhill PA. Different genetic components in the Norwegian population revealed by the analysis of mtDNA and Y chromosome polymorphisms // European Journal of Human Genetics. 2002 Sep;10(9):521-9.

133. Passarino G., Semino O., Magri C., Al-Zahery N., Benuzzi G., Quintana-Murci L., Andellnovic S., Bullc-Jakus F., Liu A., Arslan A., Santachiara-Benerecetti A.-S. The 49a,f haplotype 11 is a new marker of the EU19 lineage that traces migrations from northern regions of the Black Sea // Human Immunology. 2001. T. 62. № 9. – C. 922-932.

134. Pereira L, Richards M, Goios A, Alonso A, Albarrán C, Garcia O, Behar DM, Gölge M, Hatina J, Al-Gazali L, Bradley DG, Macaulay V, Amorim A. High-resolution mtDNA evidence for the late-glacial resettlement of Europe from an Iberian refugium // Genome Research. 2005 Jan;15(1):19-24.

135. Pereira L. Richards M., Alonso A., Albarran C., Garcia O., Macaulay V., Amorim A. Subdividing mtDNA haplogroup H based on coding-region polymorphisms—a study in Iberia // International Congress Series 1261 (2004) 416–418.

136. Pericić M, Lauc LB, Klarić IM, Rootsi S, Janićijevic B, Rudan I, Terzić R, Colak I, Kvesić A, Popović D, Sijacki A, Behluli I, Dordevic D, Efremovska L, Bajec DD, Stefanović BD, Villems R, Rudan P. High-resolution phylogenetic analysis of southeastern Europe traces major episodes of paternal gene flow among Slavic populations // Molecular Biology and Evolution. 2005 Oct;22(10):1964-75.

137. Pfeiffer H, Brinkmann B, Huhne J, Rolf B, Morris AA, Steighner R, Holland MM, Forster P. Expanding the forensic German mitochondrial DNA control region database: genetic diversity as a function of sample size and microgeography // International Journal of Legal Medicine. 1999;112(5):291-8.

138. Pliss L, Tambets K, Loogvali EL, Pronina N, Lazdins M, Krumina A, Baumanis V, Villems R. Mitochondrial DNA portrait of Latvians: towards the understanding of the genetic structure of Baltic-speaking populations // Annals of Human Genetics. 2006 Jul;70(Pt 4):439-58.

139. Powell R., Gannon F. Purification of DNA by phenol extraction and ethanol precipitation / Oxford University Press. 2002\

140. Pshenichnov A, Balanovska E, Balanovsky O, Atramentova L, Churnosov M, Soloviova D, Zaporozhchenko V. Variation of paternal, maternal and autosomal genetic markers on intra-ethnic (Ukrainians) and inter-ethic (Europe) level supports Y chromosomal marker bias // ISABS, Split. 2007. International Society for Applied Biological Sciences, Split. 2007. P. 128.

141. Quintana-Murci L, Chaix R, Wells RS, Behar DM, Sayar H, Scozzari R, Rengo C, Al-Zahery N, Semino O, Santachiara-Benerecetti AS, Coppa A, Ayub Q, Mohyuddin A, Tyler-Smith C, Qasim Mehdi S, Torroni A, McElreavey K. Where west meets east: the complex mtDNA landscape of the southwest and Central Asian corridor // American Journal of Human Genetics. 2004 May;74(5):827-45.

142. Rebała K, Mikulich AI, Tsybovsky IS, Siváková D, Dzupinková Z, Szczerkowska-Dobosz A, Szczerkowska Z. Y-STR variation among Slavs: evidence for the Slavic homeland in

the middle Dnieper basin // Journal of Human Genetics. 2007;52(5):406-14. Epub 2007 Mar 16.

143. Richards M, Macaulay V, Hickey E, Vega E, Sykes B, Guida V, Rengo C, Sellitto D, Cruciani F, Kivisild T, Villems R, Thomas M, Rychkov S, Rychkov O, Rychkov Y, Gölge M, Dimitrov D, Hill E, Bradley D, Romano V, Calì F, Vona G, Demaine A, Papiha S, Triantaphyllidis C, Stefanescu G, Hatina J, Belledi M, Di Rienzo A, Novelletto A, Oppenheim A, Nørby S, Al-Zaheri N, Santachiara-Benerecetti S, Scozari R, Torroni A, Bandelt HJ. Tracing European founder lineages in the Near Eastern mtDNA pool // American Journal of Human Genetics. 2000 Nov;67(5):1251-76.

144. Richards M., Macaulay V., Torroni A., and Bandelt H.-J. In Search of Geographical Patterns in European Mitochondrial DNA // American Journal of Human Genetics. 2002. Том 71. С. 1168-1174.

145. Roewer L, Croucher PJ, Willuweit S, Lu TT, Kayser M, Lessig R, de Knijff P, Jobling MA, Tyler-Smith C, Krawczak M. Signature of recent historical events in the European Y-chromosomal STR haplotype distribution // Human Genetics. 2005 Mar;116(4):279-91.

146. Rootsi S, Magri C, Kivisild T, Benuzzi G, Help H, Bermisheva M, Kutuev I, Barać L, Peričić M, Balanovsky O, Pshenichnov A, Dion D, Grobei M, Zhivotovsky LA, Battaglia V, Achilli A, Al-Zahery N, Parik J, King R, Cinnioğlu C, Khusnutdinova E, Rudan P, Balanovska E, Scheffrahn W, Simonescu M, Brehm A, Goncalves R, Rosa A, Moisan JP, Chaventre A, Ferak V, Füredi S, Oefner PJ, Shen P, Beckman L, Mikerezi I, Terzić R, Primorac D, Cambon-Thomsen A, Krumina A, Torroni A, Underhill PA, Santachiara-Benerecetti AS, Villems R, Semino O. Phylogeography of Y-chromosome haplogroup I reveals distinct domains of prehistoric gene flow in Europe // American Journal of Human Genetics. 2004 Jul;75(1):128-37.

147. Rootsi S, Zhivotovsky LA, Baldovic M, Kayser M, Kutuev IA, Khusainova R, Bermisheva MA, Gubina M, Fedorova SA, Ilumae AM, Khusnutdinova EK, Voevoda MI, Osipova LP, Stoneking M, Lin AA, Ferak V, Parik J, Kivisild T, Underhill PA, Villems R. A counter-clockwise northern route of the Y-chromosome haplogroup N from Southeast Asia towards Europe // European Journal of Human Genetics. 2007 Feb;15(2):204-11.

148. Rosser Z.H., Zerjal E., Hurles M.E. et al. Y-Chromosomal Diversity in Europe Is Clinal and Influenced Primarily by Geography, Rather than by Language // American Journal of Human Genetics. 2000. Том 67.

149. Sajantila A, Lahermo P, Anttinen T, Lukka M, Sistonen P, Savontaus ML, Aula P, Beckman L, Tranebjaerg L, Gedde-Dahl T, Issel-Tarver L, DiRienzo A, Pääbo S. Genes

and languages in Europe: an analysis of mitochondrial lineages // Genome Research. 1995 Aug;5(1):42-52.

150. Sajantila A, Salem AH, Savolainen P, Bauer K, Gierig C, Paabo S. Paternal and maternal DNA lineages reveal a bottleneck in the founding of the Finnish population // Proceedings of the National Academy of Sciences U S A. 1996 Oct 15;93(21):12035-9.

151. Salas A, Comas D, Lareu MV, Bertranpetit J, Carracedo A. mtDNA analysis of the Galician population: a genetic edge of European variation // European Journal of Human Genetics. 1998 Jul-Aug;6(4):365-75.

152. Seielstad MT, Minch E, Cavalli-Sforza LL. Genetic evidence for a higher female migration rate in humans // Natal Genetics. 1998 Nov;20(3):278-80.

153. Semino O., Passarino G. et al.. MtDNA and Y chromosome polymorphisms in Hungary: inferences from the palaeolithic, Neolithic and Uralic influences on the modern Hungarian gene pool // European Journal of Human Genetics. 2000. № 8. C. 339–346.

154. Silva W.A. Jr., Bonatto S.L., Holanda A.J. et al. Mitochondrial Genome Diversity of Native Americans Supports a Single Early Entry of Founder Populations into America // American Journal of Human Genetics. 2002. Том 71. C. 187-192.

155. Skaletsky H, Kuroda-Kawaguchi T, Minx PJ, Cordum HS, Hillier L, Brown LG, Repping S, Pyntikova T, Ali J, Bieri T, Chinwalla A, Delehaunty A, Delehaunty K, Du H, Fewell G, Fulton L, Fulton R, Graves T, Hou SF, Latrielle P, Leonard S, Mardis E, Maupin R, McPherson J, Miner T, Nash W, Nguyen C, Ozersky P, Pepin K, Rock S, Rohlfing T, Scott K, Schultz B, Strong C, Tin-Wollam A, Yang SP, Waterston RH, Wilson RK, Rozen S, Page DC. The male-specific region of the human Y chromosome is a mosaic of discrete sequence classes // Nature. 2003 Jun 19;423(6942):825-37.

156. Smith LC, Bordignon V, Couto MM, Garcia SM, Yamazaki W, Meirelles FV. Mitochondrial genotype segregation and the bottleneck // Reprod Biomed Online. 2002 May-Jun;4(3):248-55.

157. Spitsyn VA, Kravchuk OI, Nurbaev SD, Krause D, Kuchheuser W. Climate-dependent genetic variation of alpha-2HS-glycoprotein // Human Biology. 1998 Jun;70(3):463-75.

158. Starikovskaya EB, Sukernik RI, Derbeneva OA, Volodko NV, Ruiz-Pesini E, Torroni A, Brown MD, Lott MT, Hosseini SH, Huoponen K, Wallace DC. Mitochondrial DNA diversity in indigenous populations of the southern extent of Siberia, and the origins of Native American haplogroups // Annals of Human Genetics. 2005 Jan;69(Pt 1):67-89.

159. Storz JF, Payseur BA, Nachman MW. Genome scans of DNA variability in humans reveal evidence for selective sweeps outside of Africa // Mol Biol Evol. 2004 Sep;21(9):1800-11.

160. Sykes BC. Blood of the Isles / Лондон: Bantam Press. 2006.

161. Taanman J.-W. The mitochondrial genome: structure, transcription, translation and replication // Biochimica et Biophysica Acta. 1999. Том 1410. С. 103-123.

162. Tambets K, Rootsi S, Kivisild T, Help H, Serk P, Loogvali E-L, Tolk H-V, Reidla M, Metspalu E, Pliss L, Balanovsky O, Pshenichnov A, Balanovska E, Gubina M, Zhadanov S, Osipova L, Damba L, Voevoda M, Kutuev I, Bermisheva M, Khusnutdinova E, Gusar V, Grechanina E, Parik J, Pennarun E, Chaventre A, Moisan J-P, Barac L, Pericic M, Rudan P, Terzic R, Mikarezi I, Krumina A, Baumanis V, Beckman L, Villems R. The western and eastern roots of the extreme European genetic outliers - the origin of mtDNAs and Y-chromosomes of the Saami // American Journal of Human Genetics. 2004. № 74(4). – С. 661-682.

163. Tanaka M, Cabrera VM, González AM, Larruga JM, Takeyasu T, Fuku N, Guo LJ, Hirose R, Fujita Y, Kurata M, Shinoda K, Umetsu K, Yamada Y, Oshida Y, Sato Y, Hattori N, Mizuno Y, Arai Y, Hirose N, Ohta S, Ogawa O, Tanaka Y, Kawamori R, Shamoto-Nagai M, Maruyama W, Shimokata H, Suzuki R, Shimodaira H. Mitochondrial genome variation in eastern Asia and the peopling of Japan // Genome Research. 2004 Oct;14(10A):1832-50.

164. Tolk HV, Barac L, Pericic M, Klaric IM, Janicijevic B, Campbell H, Rudan I, Kivisild T, Villems R, Rudan P. The evidence of mtDNA haplogroup F in a European population and its ethnohistoric implications // European Journal of Human Genetics. 2001 Sep;9(9):717-23.

165. Underhill PA, Passarino G, Lin AA, Marzuki S, Oefner PJ, Cavalli-Sforza LL, Chambers GK. Maori origins, Y-chromosome haplotypes and implications for human history in the Pacific // Human Mutation. 2001 Apr;17(4):271-80.

166. Underhill PA, Shen P, Lin AA, Jin L, Passarino G, Yang WH, Kauffman E, Bonné-Tamir B, Bertranpetit J, Francalacci P, Ibrahim M, Jenkins T, Kidd JR, Mehdi SQ, Seielstad MT, Wells RS, Piazza A, Davis RW, Feldman MW, Cavalli-Sforza LL, Oefner PJ. Y chromosome sequence variation and the history of human populations // Natal Genetics. 2000 Nov;26(3):358-61.

167. Vernesi C, Caramelli D, Dupanloup I, Bertorelle G, Lari M, Cappellini E, Moggi-Cecchi J, Chiarelli B, Castrì L, Casoli A, Mallegni F, Lalueza-Fox C, Barbujani G. The Etruscans: a population-genetic study // American Journal of Human Genetics. 2004 Apr;74(4):694-704.

168. Vernesi C, Di Benedetto G, Caramelli D, Secchieri E, Simoni L, Katti E, Malaspina P, Novelletto A, Marin VT, Barbujani G. Genetic characterization of the body attributed to

the evangelist Luke // Proceedings of the National Academy of Sciences U S A. 2001 Nov 6;98(23):13460-3.

169. Vernesi C, Fuselli S, Castri L, Bertorelle G, Barbujani G. Mitochondrial diversity in linguistic isolates of the Alps: a reappraisal // Human Biology. 2002 Oct;74(5):725-30.

170. Wells RS, Yuldasheva N, Ruzibakiev R, Underhill PA, Evseeva I, Blue-Smith J, Jin L, Su B, Pitchappan R, Shanmugalakshmi S, Balakrishnan K, Read M, Pearson NM, Zerjal T, Webster MT, Zholoshvili I, Jamarjashvili E, Gambarov S, Nikbin B, Dostiev A, Aknazarov O, Zalloua P, Tsoy I, Kitaev M, Mirrakhimov M, Chariev A, Bodmer WF. The Eurasian heartland: a continental perspective on Y-chromosome diversity // Proceedings of the National Academy of Sciences U S A. 2001 Aug 28;98(18):10244-9

171. Wilder JA, Kingan SB, Mobasher Z, Pilkington MM, Hammer MF. Global patterns of human mitochondrial DNA and Y-chromosome structure are not influenced by higher migration rates of females versus males // Nature Genetics. 2004 Oct; 36(10):1122-5.

172. Y Chromosome Consortium. A nomenclature system for the tree of human Y-chromosomal binary haplogroups // Genome Research. 2002 Feb;12(2):339-48.

173. Yao Y.-G., Kong Q.-P., Bandelt H.-J. et al. Phylogeographic Differentiation of Mitochondrial DNA in Han Chinese // American Journal of Humuman Genetics. 2002. Том 70. С. 635–651.

174. Zupanic Pajnic I, Balazic J, Komel R. Sequence polymorphism of the mitochondrial DNA control region in the Slovenian population // International Journal of Legal Medicine. 2004 Feb;118(1):1-4. Epub 2003 Oct 8.

ПРИЛОЖЕНИЯ

ПРИЛОЖЕНИЕ 1

Таблица А

Праймеры, использованные при амплификации участков ДНК для последующего секвенирования

Название	протяженность	последовательность
ГВС 1		
Прямые (F)		
A	15909-15928	5' ACACCAGTCTTGTAAACCGG 3'
V3	15806 – 15833	5' GCATC CGTACTATAC TTCACAACAATCC 3'
Обратные (R)		
HVSI-reverse	16545-16526	5' AACGTGTGGGCTATTTAGGC 3'

ПРИЛОЖЕНИЕ 2

Таблица В

Программа термоциклирования для амплификации анализируемых фрагментов ДНК

94°C – 3 минуты (денатурация)

	94°C – 15-20 секунд (денатурация)
(32-42 раза)	48-60°C – 15-35 секунд (отжиг праймеров)
	72°C – 25-70 секунд (элонгация)

72°C – 3 минуты (досинтез).

ПРИЛОЖЕНИЕ 3

Таблица С

Варианты праймеров, использованные для секвенирования в ПЦР с одним праймером

Название	**протяженность**	последовательность
ГВС I		
Прямые (F)		
A	15909-15928 F	5' ACACCAGTCTTGTAAACCGG 3'
H (H16007)	15988-16007 F	5′ ACCCAAAGCTAAGATTCTAA 3′
V3	15806 – 15833	5' GCATC CGTACTATAC TTCACAACAATCC 3'
Обратные (R)		
B	16517-16498 R	5' CCTGAAGTAGGAACCAGATG
HVSI-reverse	16545-16526 R	5' AACGTGTGGGCTATTTAGGC 3'

ПРИЛОЖЕНИЕ 4

Таблица D

Программа термоциклирования для проведения секвенирования

	96°C – 1 минута
(36-40 раз)	95°C – 20 секунд 50°C – 15 секунд 60°C – 60 секунд

ПРИЛОЖЕНИЕ 5

Восточная и западная выборки основного анализа были собраны в виде нескольких малочисленных подразделений. Чтобы проверить целесообразность объединения выборок в основном анализе, были вычислены генетические расстояния между украинскими популяциями, при условии что западные и восточные украинцы представлены в виде отдельных субпопуляций. Три из субпопуляций малочисленны: грайворонская (N=19), красногвардейская (N=31) и карпатская (N=42), и ожидалось, что оценки генетического расстояния, полученные для этих популяций, будут смещены.

Генетические расстояния между изученными популяциями по маркерам Y хромосомы приведены в табл. Е.

Таблица Е

Генетические расстояния между популяциями украинцев по маркерам NRY

		Восточная		Днепровская	Подольская	западная		средняя
		Грайворонская (N=19)	Красногвардейская (N=31)	(N=96)	(N=128)	галицкая (N=93)	Карпатская (N=42)	**(N=410)**
восточная	Грайворонская	-	0.138	0.048	0.095	0.100	0.068	**0.053**
	Красногвардейская	0.138	-	0.045	0.027	0.052	0.237	**0.057**
днепровск.		0.048	0.045	-	0.015	0.030	0.100	**0.009**
подол.		0.095	0.027	0.015	-	0.020	0.152	**0.017**
западная	Галицкая	0.100	0.052	0.030	0.020	-	0.101	**0.011**
	Карпатская	0.068	0.237	0.100	0.152	0.101	-	**0.066**
средняя		**0.053**	**0.057**	**0.009**	**0.017**	**0.011**	**0.066**	**-**

Примечание: Восточная и западная популяция представлены в виде отдельных подразделений

Наиболее генетически близкие к средней украинской популяции – днепровские, подольские и галицкие украинцы ($0.009 \leq D \leq 0.017$). Три малочисленные популяции отстоят от средней украинской популяции на D более 0.053, то есть генетически сильно отличаются от средней украинской популяции.

Результаты визуализации расстояний табл. Е представлены на рис. 1, рис. 2 и рис. 3.

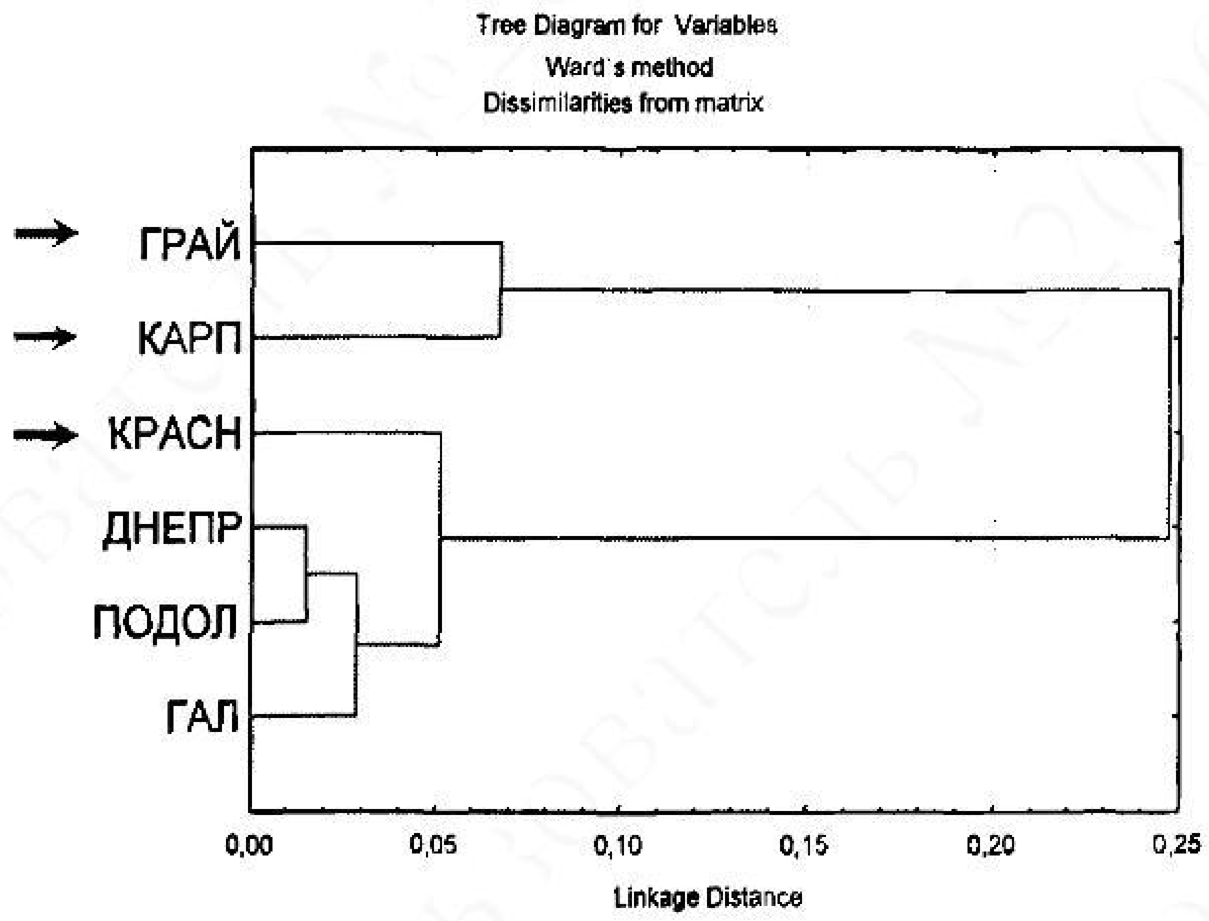

Рисунок 1. Дендрограмма генетических расстояний между шестью изученными украинскими популяциями (метод Уорда)

Примечание: Стрелками отмечены малочисленные выборки.

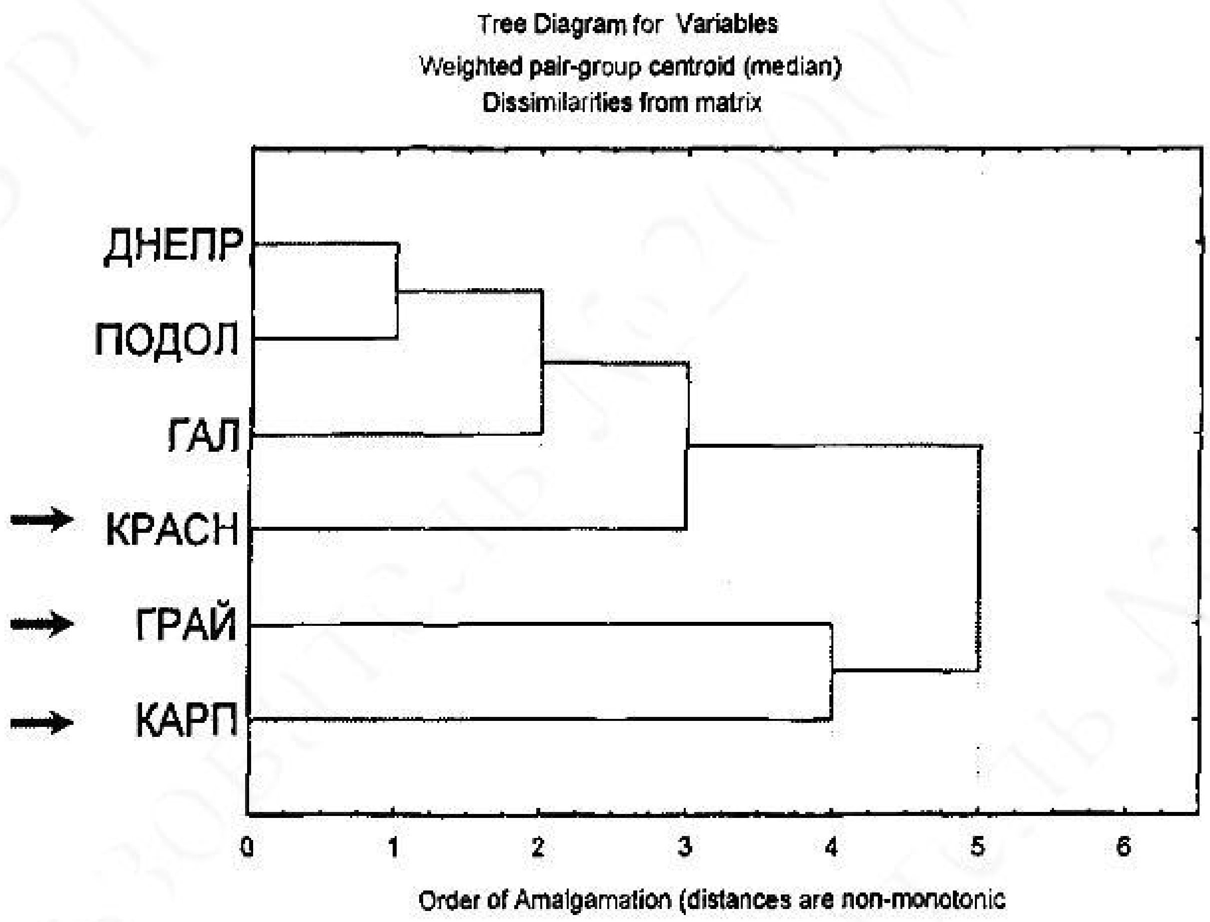

Рисунок 2. Дендрограмма генетических расстояний между шестью изученными украинскими популяциями (метод средней связи)

Примечание: Стрелками отмечены малочисленные выборки.

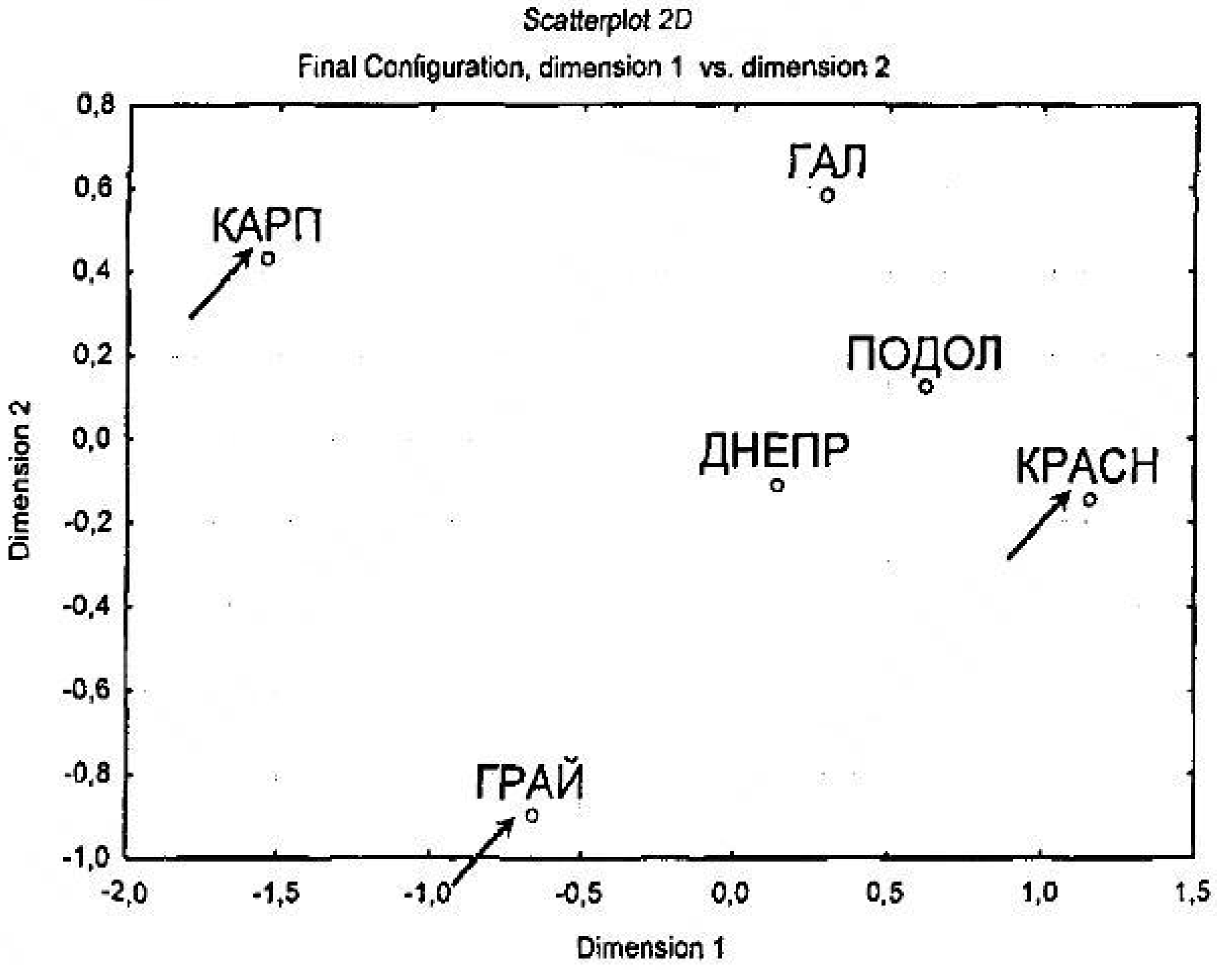

Рисунок 3. Диаграмма многомерного шкалирования генетических расстояний по маркерам Y хромосомы между изученными популяциями[1]

Примечания:

Стрелками отмечены малочисленные выборки.

Восточные и западные украинцы представлены в виде субпопуляций. Условные обозначения выборок на рисунках:

ГРАЙ – грайворонская (входит в восточную);
КРАСН – красногвардейская (входит в восточную);
ГАЛ – галицкая (входит в западную);
КАРП – карпатская (входит в западную);
ДНЕПР – днепровская;
ПОДОЛ – подольская.

Как и при анализе отличий от средней украинской популяции, на приведенных иллюстрациях наиболее генетически своеобразны малочисленные популяции (отмечены на иллюстрациях стрелками): они оказываются на периферии диаграмм. Такой разброс с большой степенью вероятности вызван смещением оценок генетических расстояний из-за малых выборок. Хотя положение малых выборок и может быть связано с историей того населения, из которого они происходят, **полученная картина обосновывает необходимость объединения**

[1] Коэффициент стресса равен 0.000

всех выборок восточноукраинского происхождения в одну выборку, а всех выборок западноукраинского происхождения – в другую, как это сделано в основном анализе.

ПРИЛОЖЕНИЕ 6

Таблица F (начало)

Генетические расстояния по маркерам NRY между популяциями Европы

	СЕВКАВ	АЛБ	ЛАТ	ЛИТ	БАСК	БЕЛЬГ	АНГ	НЕМ	ГОЛЛ	НОР	ГРЕ	КЛТ
СЕВКАВ	-	0.617	2.811	2.801	1.829	1.392	1.642	1.119	1.305	1.552	0.282	1.831
АЛБ	0.617	-	1.494	1.580	0.826	0.644	0.657	0.440	0.562	0.755	0.064	0.765
ЛАТ	2.811	1.494	-	0.008	1.672	1.364	1.168	0.800	1.073	0.584	1.184	1.446
ЛИТ	2.801	1.580	0.008	-	2.312	1.650	1.331	0.879	1.199	0.561	1.212	1.844
БАСК	1.829	0.826	1.672	2.312	-	0.037	0.093	0.181	0.124	0.574	0.875	0.009
БЕЛЬГ	1.392	0.644	1.364	1.650	0.037	-	0.016	0.064	0.025	0.293	0.625	0.012
АНГ	1.642	0.657	1.168	1.331	0.093	0.016	-	0.036	0.006	0.174	0.637	0.044
НЕМ	1.119	0.440	0.800	0.879	0.181	0.064	0.036	-	0.017	0.103	0.371	0.116
ГОЛЛ	1.305	0.562	1.073	1.199	0.124	0.025	0.006	0.017	-	0.138	0.508	0.067
НОР	1.552	0.755	0.584	0.561	0.574	0.293	0.174	0.103	0.138	-	0.587	0.411
ГРЕ	0.282	0.064	1.184	1.212	0.875	0.625	0.637	0.371	0.508	0.587	-	0.795
КЛТ	1.831	0.765	1.446	1.844	0.009	0.012	0.044	0.116	0.067	0.411	0.795	-
ИСП	1.150	0.505	1.576	2.081	0.022	0.033	0.088	0.130	0.099	0.515	0.527	0.025
ИТА	0.341	0.208	1.635	2.000	0.282	0.241	0.328	0.245	0.278	0.684	0.139	0.288
ФРА	0.838	0.398	1.504	1.839	0.074	0.030	0.064	0.079	0.056	0.364	0.368	0.056
АРОМ	0.305	0.118	1.176	1.202	0.634	0.398	0.389	0.218	0.297	0.365	0.029	0.547
РУМ	0.506	0.329	1.116	1.019	1.000	0.530	0.418	0.257	0.320	0.180	0.190	0.776
Б-ЮЖ	1.810	1.087	0.235	0.191	2.136	1.310	0.987	0.575	0.841	0.300	0.751	1.588
Б-СЕВ	2.385	1.299	0.232	0.198	2.054	1.382	1.062	0.637	0.924	0.372	0.912	1.589
Р-ЮЖ	1.992	1.300	0.257	0.213	2.409	1.486	1.125	0.664	0.966	0.369	0.876	1.773
РСЕВ	1.619	1.235	0.035	0.021	1.852	1.256	1.016	0.655	0.897	0.390	0.886	1.477
РПСК	2.269	1.327	0.083	0.056	2.375	1.514	1.159	0.704	1.011	0.393	0.952	1.776
РЗАП	1.884	0.985	0.176	0.156	1.612	1.155	0.924	0.535	0.799	0.349	0.716	1.310
РКАВ	1.471	0.907	0.272	0.232	1.514	0.962	0.732	0.414	0.616	0.204	0.609	1.174
УДН	1.514	0.923	0.311	0.245	2.460	1.290	0.935	0.540	0.782	0.235	0.638	1.679
УВОСТ	1.874	0.867	0.358	0.290	3.204	1.549	1.113	0.638	0.939	0.328	0.661	1.998
УПОД	1.652	0.985	0.302	0.244	2.101	1.211	0.891	0.518	0.751	0.237	0.678	1.521
УЗАП	1.235	0.594	0.345	0.304	1.218	0.747	0.560	0.293	0.457	0.140	0.411	0.942
ПОЛ	1.822	0.979	0.287	0.260	1.498	1.057	0.836	0.484	0.720	0.308	0.694	1.211
СЛВК	1.675	0.691	0.310	0.296	1.062	0.757	0.600	0.328	0.513	0.233	0.523	0.868
СОРБ	2.128	1.072	0.335	0.297	1.847	1.271	0.988	0.582	0.854	0.366	0.777	1.458
ЧЕХ	0.995	0.493	0.441	0.461	0.511	0.332	0.269	0.109	0.210	0.134	0.323	0.410
БОЛГ	0.643	0.219	1.116	1.032	0.954	0.518	0.404	0.246	0.315	0.197	0.160	0.741
БОСН	0.749	0.499	1.123	0.947	1.918	0.915	0.677	0.457	0.549	0.219	0.353	1.350
ГЕРЦ	1.682	0.961	1.338	1.105	1.950	0.924	0.631	0.536	0.557	0.196	0.834	1.318
МАК	0.670	0.182	0.931	0.843	1.309	0.739	0.587	0.336	0.467	0.262	0.133	1.019
СЕРБ	0.875	0.279	1.016	0.899	1.380	0.744	0.557	0.352	0.459	0.222	0.248	1.036
СЛВН	1.289	0.570	0.449	0.433	0.719	0.443	0.324	0.151	0.259	0.084	0.405	0.558
ХОРВ	1.238	0.738	0.866	0.741	1.342	0.681	0.462	0.320	0.381	0.081	0.554	0.962
ТТР	0.469	0.609	0.313	0.308	1.433	1.053	0.994	0.534	0.799	0.513	0.294	1.271
ЧУВ	0.949	0.632	0.169	0.149	1.832	1.207	1.008	0.569	0.855	0.417	0.448	1.475
ТУР	0.068	0.274	1.664	1.803	0.917	0.761	0.897	0.603	0.739	1.045	0.098	0.921
ВЕНГ	1.369	0.342	0.520	0.511	0.672	0.412	0.301	0.136	0.242	0.111	0.300	0.520
Ф-ВОЛ	1.694	1.616	0.081	0.093	1.864	1.551	1.403	0.982	1.305	0.795	1.226	1.657
ЭСТ	2.059	1.170	0.025	0.016	1.719	1.208	0.976	0.650	0.878	0.400	0.930	1.388
ФИН	2.404	1.798	0.264	0.252	2.260	1.503	1.253	1.094	1.190	0.700	1.591	1.798

Таблица F (продолжение)

	ИСП	ИТА	ФРА	АРОМ	РУМ	Б-ЮЖ	Б-СЕВ	Р-ЮЖ	РСЕВ	РПСК	РЗАП	РКАВ
СЕВКАВ	1.150	0.341	0.838	0.305	0.606	1.810	2.385	1.992	1.619	2.269	1.884	1.471
АЛБ	0.505	0.208	0.398	0.118	0.329	1.087	1.299	1.300	1.235	1.327	0.985	0.907
ЛАТ	1.575	1.635	1.504	1.176	1.116	0.235	0.232	0.257	0.035	0.083	0.176	0.272
ЛИТ	2.061	2.000	1.839	1.202	1.019	0.191	0.198	0.213	0.021	0.056	0.156	0.232
БАСК	0.022	0.282	0.074	0.634	1.000	2.136	2.054	2.409	1.852	2.375	1.612	1.514
БЕЛЬГ	0.033	0.241	0.030	0.398	0.530	1.310	1.382	1.486	1.256	1.514	1.155	0.962
АНГ	0.088	0.328	0.064	0.389	0.418	0.987	1.062	1.125	1.016	1.159	0.924	0.732
НЕМ	0.130	0.245	0.079	0.218	0.257	0.575	0.637	0.664	0.655	0.704	0.535	0.414
ГОЛЛ	0.099	0.278	0.056	0.297	0.320	0.841	0.924	0.966	0.897	1.011	0.799	0.616
НОР	0.515	0.684	0.364	0.365	0.180	0.300	0.372	0.369	0.390	0.393	0.349	0.204
ГРЕ	0.527	0.139	0.368	0.029	0.190	0.751	0.912	0.876	0.886	0.952	0.716	0.609
КЛТ	0.025	0.288	0.056	0.547	0.776	1.588	1.589	1.773	1.477	1.776	1.310	1.174
ИСП	-	0.143	0.025	0.383	0.698	1.764	1.812	2.015	1.587	2.022	1.391	1.275
ИТА	0.143	-	0.100	0.112	0.411	1.489	1.693	1.716	1.405	1.799	1.250	1.115
ФРА	0.025	0.100	-	0.226	0.409	1.414	1.566	1.654	1.333	1.685	1.233	1.022
АРОМ	0.383	0.112	0.226	-	0.095	0.731	0.909	0.871	0.831	0.944	0.729	0.556
РУМ	0.698	0.411	0.409	0.095	-	0.545	0.735	0.675	0.670	0.743	0.658	0.405
Б-ЮЖ	1.764	1.489	1.414	0.731	0.545	-	0.009	0.006	0.152	0.037	0.015	0.009
Б-СЕВ	1.812	1.693	1.566	0.909	0.735	0.009	-	0.003	0.180	0.042	0.010	0.028
Р-ЮЖ	2.015	1.716	1.654	0.871	0.675	0.006	0.003	-	0.183	0.046	0.017	0.022
РСЕВ	1.587	1.405	1.333	0.831	0.670	0.152	0.180	0.183	-	0.051	0.137	0.166
РПСК	2.022	1.799	1.685	0.944	0.743	0.037	0.042	0.046	0.051	-	0.032	0.064
РЗАП	1.391	1.250	1.233	0.729	0.658	0.015	0.010	0.017	0.137	0.032	-	0.027
РКАВ	1.275	1.115	1.022	0.556	0.405	0.009	0.028	0.022	0.166	0.064	0.027	-
УДН	1.841	1.417	1.342	0.596	0.371	0.018	0.052	0.038	0.172	0.074	0.059	0.016
УВОСТ	2.143	1.592	1.601	0.677	0.477	0.023	0.045	0.035	0.235	0.091	0.054	0.033
УПОД	1.694	1.403	1.290	0.633	0.420	0.008	0.030	0.021	0.182	0.066	0.040	0.007
УЗАП	0.975	0.814	0.747	0.360	0.249	0.048	0.086	0.080	0.211	0.123	0.070	0.020
ПОЛ	1.304	1.199	1.142	0.686	0.596	0.016	0.010	0.014	0.221	0.074	0.012	0.018
СЛВК	0.905	0.867	0.798	0.506	0.475	0.043	0.045	0.053	0.242	0.109	0.029	0.028
СОРБ	1.592	1.441	1.388	0.790	0.671	0.020	0.010	0.012	0.266	0.088	0.022	0.030
ЧЕХ	0.409	0.395	0.329	0.252	0.290	0.175	0.194	0.204	0.342	0.268	0.150	0.109
БОЛГ	0.651	0.401	0.395	0.089	0.017	0.563	0.753	0.707	0.705	0.761	0.655	0.427
БОСН	1.302	0.824	0.785	0.249	0.039	0.478	0.667	0.596	0.638	0.661	0.642	0.379
ГЕРЦ	1.564	1.523	0.981	0.573	0.167	0.633	0.841	0.769	0.775	0.817	0.874	0.522
МАК	0.859	0.482	0.567	0.112	0.059	0.414	0.559	0.520	0.593	0.580	0.480	0.325
СЕРБ	0.940	0.642	0.631	0.194	0.071	0.462	0.624	0.576	0.615	0.631	0.559	0.365
СЛВН	0.600	0.608	0.471	0.316	0.249	0.112	0.141	0.143	0.315	0.215	0.120	0.059
ХОРВ	1.087	0.995	0.705	0.370	0.091	0.336	0.461	0.421	0.505	0.484	0.468	0.250
ТТР	1.049	0.533	0.840	0.329	0.436	0.188	0.218	0.204	0.227	0.207	0.161	0.168
ЧУВ	1.314	0.883	1.103	0.484	0.473	0.147	0.188	0.176	0.081	0.110	0.129	0.145
ТУР	0.578	0.115	0.439	0.129	0.399	1.293	1.535	1.430	1.239	1.548	1.191	1.049
ВЕНГ	0.520	0.514	0.408	0.244	0.219	0.190	0.234	0.241	0.385	0.299	0.187	0.128
Ф-ВОЛ	1.642	1.527	1.653	1.249	1.282	0.424	0.431	0.442	0.085	0.216	0.347	0.458
ЭСТ	1.505	1.453	1.301	0.877	0.717	0.186	0.215	0.225	0.007	0.067	0.162	0.203
ФИН	2.047	2.128	1.588	1.299	0.904	0.872	1.031	1.036	0.237	0.523	0.882	0.873

Таблица F (продолжение)

	УДН	УВОСТ	УПОД	УЗАП	ПОЛ	СЛВК	СОРБ	ЧЕХ	БОЛГ	БОСН	ГЕРЦ	МАК
СЕВКАВ	1.514	1.874	1.652	1.235	1.822	1.675	2.128	0.995	0.643	0.749	1.682	0.670
АЛБ	0.923	0.867	0.985	0.594	0.979	0.691	1.072	0.493	0.219	0.499	0.961	0.182
ЛАТ	0.311	0.358	0.302	0.345	0.287	0.310	0.335	0.441	1.116	1.123	1.338	0.931
ЛИТ	0.245	0.290	0.244	0.304	0.260	0.296	0.297	0.461	1.032	0.947	1.105	0.843
БАСК	2.460	3.204	2.101	1.218	1.498	1.062	1.847	0.511	0.954	1.918	1.950	1.309
БЕЛЬГ	1.290	1.549	1.211	0.747	1.057	0.757	1.271	0.332	0.518	0.915	0.924	0.739
АНГ	0.935	1.113	0.891	0.560	0.836	0.600	0.988	0.269	0.404	0.677	0.631	0.587
НЕМ	0.540	0.638	0.518	0.293	0.484	0.328	0.582	0.109	0.246	0.457	0.536	0.336
ГОЛЛ	0.782	0.939	0.751	0.457	0.720	0.513	0.854	0.210	0.315	0.549	0.557	0.467
НОР	0.235	0.328	0.237	0.140	0.308	0.233	0.366	0.134	0.197	0.219	0.196	0.262
ГРЕ	0.638	0.661	0.678	0.411	0.694	0.523	0.777	0.323	0.160	0.353	0.834	0.133
КЛТ	1.679	1.998	1.521	0.942	1.211	0.868	1.458	0.410	0.741	1.350	1.318	1.019
ИСП	1.841	2.143	1.694	0.975	1.304	0.905	1.592	0.409	0.651	1.302	1.564	0.859
ИТА	1.417	1.592	1.403	0.814	1.199	0.867	1.441	0.395	0.401	0.824	1.523	0.482
ФРА	1.342	1.601	1.290	0.747	1.142	0.798	1.388	0.329	0.395	0.785	0.981	0.567
АРОМ	0.596	0.677	0.633	0.360	0.686	0.506	0.790	0.252	0.089	0.249	0.573	0.112
РУМ	0.371	0.477	0.420	0.249	0.596	0.475	0.671	0.290	0.017	0.039	0.167	0.059
Б-ЮЖ	0.018	0.023	0.008	0.048	0.016	0.043	0.020	0.175	0.563	0.478	0.633	0.414
Б-СЕВ	0.052	0.045	0.030	0.086	0.010	0.045	0.010	0.194	0.753	0.667	0.841	0.559
Р-ЮЖ	0.038	0.035	0.021	0.080	0.014	0.053	0.012	0.204	0.707	0.596	0.769	0.520
РСЕВ	0.172	0.235	0.182	0.211	0.221	0.242	0.266	0.342	0.705	0.638	0.775	0.593
РПСК	0.074	0.091	0.066	0.123	0.074	0.109	0.088	0.268	0.761	0.661	0.817	0.580
РЗАП	0.059	0.054	0.040	0.070	0.012	0.029	0.022	0.150	0.655	0.642	0.874	0.480
РКАВ	0.016	0.033	0.007	0.020	0.018	0.028	0.030	0.109	0.427	0.379	0.522	0.325
УДН	-	0.015	0.005	0.029	0.053	0.071	0.058	0.190	0.386	0.290	0.404	0.275
УВОСТ	0.015	-	0.016	0.048	0.043	0.060	0.036	0.221	0.458	0.374	0.517	0.300
УПОД	0.005	0.016	-	0.028	0.030	0.049	0.034	0.164	0.438	0.350	0.472	0.323
УЗАП	0.029	0.048	0.028	-	0.055	0.034	0.074	0.075	0.247	0.246	0.388	0.179
ПОЛ	0.053	0.043	0.030	0.055	-	0.015	0.004	0.121	0.601	0.583	0.788	0.445
СЛВК	0.071	0.060	0.049	0.034	0.015	-	0.027	0.065	0.451	0.505	0.703	0.334
СОРБ	0.058	0.036	0.034	0.074	0.004	0.027	-	0.164	0.669	0.623	0.825	0.483
ЧЕХ	0.190	0.221	0.164	0.075	0.121	0.065	0.164	-	0.294	0.428	0.643	0.274
БОЛГ	0.386	0.458	0.438	0.247	0.601	0.451	0.669	0.294	-	0.053	0.181	0.026
БОСН	0.290	0.374	0.350	0.246	0.583	0.505	0.623	0.428	0.053	-	0.072	0.072
ГЕРЦ	0.404	0.517	0.472	0.388	0.788	0.703	0.825	0.643	0.181	0.072	-	0.245
МАК	0.275	0.300	0.323	0.179	0.445	0.334	0.483	0.274	0.026	0.072	0.245	-
СЕРБ	0.292	0.329	0.352	0.213	0.516	0.397	0.554	0.346	0.036	0.052	0.141	0.023
СЛВН	0.103	0.127	0.088	0.027	0.085	0.042	0.113	0.023	0.246	0.304	0.424	0.217
ХОРВ	0.202	0.285	0.235	0.165	0.407	0.352	0.442	0.303	0.112	0.046	0.043	0.147
ТТР	0.216	0.254	0.210	0.179	0.185	0.190	0.225	0.180	0.499	0.559	1.132	0.386
ЧУВ	0.139	0.163	0.163	0.148	0.184	0.174	0.219	0.258	0.464	0.474	0.741	0.323
ТУР	1.170	1.311	1.227	0.826	1.172	0.973	1.350	0.562	0.443	0.697	1.635	0.444
ВЕНГ	0.160	0.164	0.156	0.056	0.157	0.078	0.189	0.055	0.170	0.276	0.402	0.135
Ф-ВОЛ	0.488	0.564	0.508	0.548	0.497	0.521	0.569	0.639	1.326	1.325	1.599	1.099
ЭСТ	0.208	0.266	0.219	0.238	0.258	0.265	0.306	0.373	0.718	0.680	0.787	0.608
ФИН	0.792	1.038	0.880	0.851	1.190	1.156	1.382	1.158	0.933	0.828	0.753	1.009

Таблица F (окончание)

	СЕРБ	СЛВН	ХОРВ	ТТР	ЧУВ	ТУР	ВЕНГ	Ф-ВОЛ	ЭСТ	ФИН
СЕВКАВ	0.875	1.289	1.238	0.469	0.949	0.068	1.369	1.694	2.059	2.404
АЛБ	0.279	0.570	0.738	0.609	0.632	0.274	0.342	1.616	1.170	1.798
ЛАТ	1.016	0.449	0.866	0.313	0.169	1.664	0.520	0.081	0.025	0.264
ЛИТ	0.899	0.433	0.741	0.308	0.149	1.803	0.511	0.093	0.016	0.252
БАСК	1.380	0.719	1.342	1.433	1.832	0.917	0.672	1.864	1.719	2.260
БЕЛЬГ	0.744	0.443	0.681	1.053	1.207	0.761	0.412	1.551	1.208	1.503
АНГ	0.557	0.324	0.462	0.994	1.008	0.897	0.301	1.403	0.976	1.253
НЕМ	0.352	0.151	0.320	0.534	0.569	0.603	0.136	0.982	0.650	1.094
ГОЛЛ	0.459	0.259	0.381	0.799	0.855	0.739	0.242	1.305	0.878	1.190
НОР	0.222	0.084	0.081	0.513	0.417	1.045	0.111	0.795	0.400	0.700
ГРЕ	0.248	0.405	0.554	0.294	0.448	0.098	0.300	1.226	0.930	1.591
КЛТ	1.036	0.558	0.962	1.271	1.475	0.921	0.520	1.657	1.388	1.798
ИСП	0.940	0.600	1.087	1.049	1.314	0.578	0.520	1.642	1.505	2.047
ИТА	0.642	0.608	0.995	0.533	0.883	0.115	0.514	1.527	1.453	2.128
ФРА	0.631	0.471	0.705	0.840	1.103	0.439	0.408	1.653	1.301	1.588
АРОМ	0.194	0.316	0.370	0.329	0.484	0.129	0.244	1.249	0.877	1.299
РУМ	0.071	0.249	0.091	0.436	0.473	0.399	0.219	1.282	0.717	0.904
Б-ЮЖ	0.462	0.112	0.336	0.188	0.147	1.293	0.190	0.424	0.186	0.872
Б-СЕВ	0.624	0.141	0.461	0.218	0.188	1.535	0.234	0.431	0.215	1.031
Р-ЮЖ	0.576	0.143	0.421	0.204	0.176	1.430	0.241	0.442	0.225	1.036
РСЕВ	0.615	0.315	0.505	0.227	0.081	1.239	0.385	0.085	0.007	0.237
РПСК	0.631	0.215	0.484	0.207	0.110	1.548	0.299	0.216	0.067	0.523
РЗАП	0.559	0.120	0.468	0.161	0.129	1.191	0.187	0.347	0.162	0.882
РКАВ	0.365	0.059	0.250	0.168	0.145	1.049	0.128	0.458	0.203	0.873
УДН	0.292	0.103	0.202	0.216	0.139	1.170	0.160	0.488	0.208	0.792
УВОСТ	0.329	0.127	0.285	0.254	0.163	1.311	0.164	0.564	0.266	1.038
УПОД	0.352	0.088	0.235	0.210	0.163	1.227	0.156	0.508	0.219	0.880
УЗАП	0.213	0.027	0.165	0.179	0.148	0.826	0.056	0.548	0.238	0.851
ПОЛ	0.516	0.085	0.407	0.185	0.184	1.172	0.157	0.497	0.258	1.190
СЛВК	0.397	0.042	0.352	0.190	0.174	0.973	0.078	0.521	0.265	1.156
СОРБ	0.554	0.113	0.442	0.225	0.219	1.350	0.189	0.569	0.306	1.382
ЧЕХ	0.346	0.023	0.303	0.180	0.258	0.562	0.055	0.639	0.373	1.158
БОЛГ	0.036	0.246	0.112	0.499	0.464	0.443	0.170	1.326	0.718	0.933
БОСН	0.052	0.304	0.046	0.559	0.474	0.697	0.276	1.325	0.680	0.828
ГЕРЦ	0.141	0.424	0.043	1.132	0.741	1.635	0.402	1.599	0.787	0.753
МАК	0.023	0.217	0.147	0.386	0.323	0.444	0.135	1.099	0.608	1.009
СЕРБ	-	0.249	0.099	0.555	0.355	0.634	0.160	1.089	0.622	0.910
СЛВН	0.249	-	0.179	0.239	0.244	0.785	0.029	0.683	0.342	1.072
ХОРВ	0.099	0.179	-	0.593	0.458	1.065	0.192	1.119	0.536	0.767
ТТР	0.555	0.239	0.593	-	0.137	0.335	0.318	0.389	0.291	0.917
ЧУВ	0.355	0.244	0.458	0.137	-	0.675	0.250	0.148	0.101	0.490
ТУР	0.634	0.785	1.065	0.335	0.675	-	0.734	1.306	1.412	2.173
ВЕНГ	0.160	0.029	0.192	0.318	0.250	0.734	-	0.751	0.383	1.060
Ф-ВОЛ	1.089	0.683	1.119	0.389	0.148	1.306	0.751	-	0.086	0.262
ЭСТ	0.622	0.342	0.536	0.291	0.101	1.412	0.383	0.086	-	0.197
ФИН	0.910	1.072	0.767	0.917	0.490	2.173	1.060	0.262	0.197	-

Примечание:
Расшифровка условных обозначений дана в табл. G.

Таблица G

Условные обозначения в табл. F

название популяции	обозначение	название популяции	обозначение
кабардинцы	СЕВКАВ	кубанские казаки	РКАВ
албанцы	АЛБ	**украинцы Поднепровья**	**УДН**
латыши	ЛАТ	**восточные украинцы**	**УВОСТ**
литовцы	ЛИТ	**подольские украинцы**	**УПОД**
Баски	БАСК	**западные украинцы**	**УЗАП**
бельгийцы	БЕЛЬГ	поляки	ПОЛ
англичане	АНГ	словаки	СЛВК
немцы	НЕМ	сорбы	СОРБ
нидерландцы	ГОЛЛ	чехи	ЧЕХ
норвежцы	НОР	болгары	БОЛГ
греки	ГРЕ	боснийцы	БОСН
кельтоязычные народы	КЛТ	герцеговинцы	ГЕРЦ
испанцы	ИСП	македонцы	МАК
итальянцы	ИТА	сербы	СЕРБ
французы	ФРА	словены	СЛВН
аромуны	АРОМ	хорваты	ХОРВ
румыны	РУМ	татары	ТТР
южные белорусы	Б-ЮЖ	чуваши	ЧУВ
северные белорусы	Б-СЕВ	турки	ТУР
юго-западные русские (Белгородская, Воронежская, Курская, Орловская обл.)	Р-ЮЖ	венгры	ВЕНГ
северные русские (Архангельская, Вологодская, Костромская обл.)	РСЕВ	финноязычные народы Поволжья (коми, мари, удмурты)	Ф-ВОЛ
русские Псковской области	РПСК	эстонцы	ЭСТ
западные русские (Тверская, Смоленская обл.)	РЗАП	финны	ФИН

ПРИЛОЖЕНИЕ 7

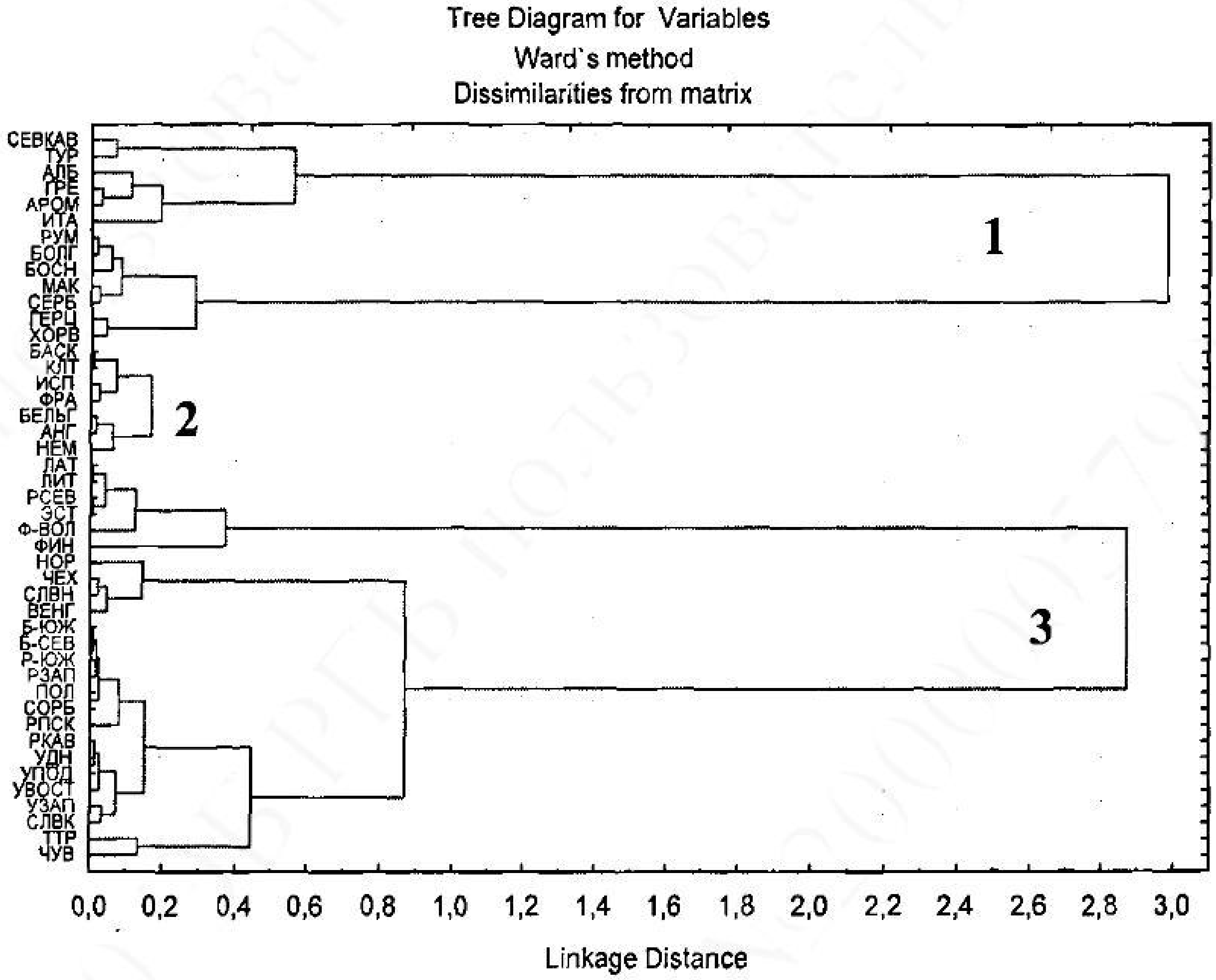

Рисунок 4. Дендрограмма генетических расстояний между популяциями западной Евразии по маркерам NRY (метод Уорда)

Примечания:

Для большей подробности левой части дендрограммы, представлена только область шкалы дендрограммы менее 3.0. Цифрами обозначены три клады, которые объединяются в области шкалы дендрограммы более 3.0: Клады 1 и 2 объединяются на уровне около 4.5; получившаяся клада объединяется с кладой 3 на уровне 13. Буквенные обозначения популяций соответствуют обозначениям табл. 17 основного текста.

ПРИЛОЖЕНИЕ 8

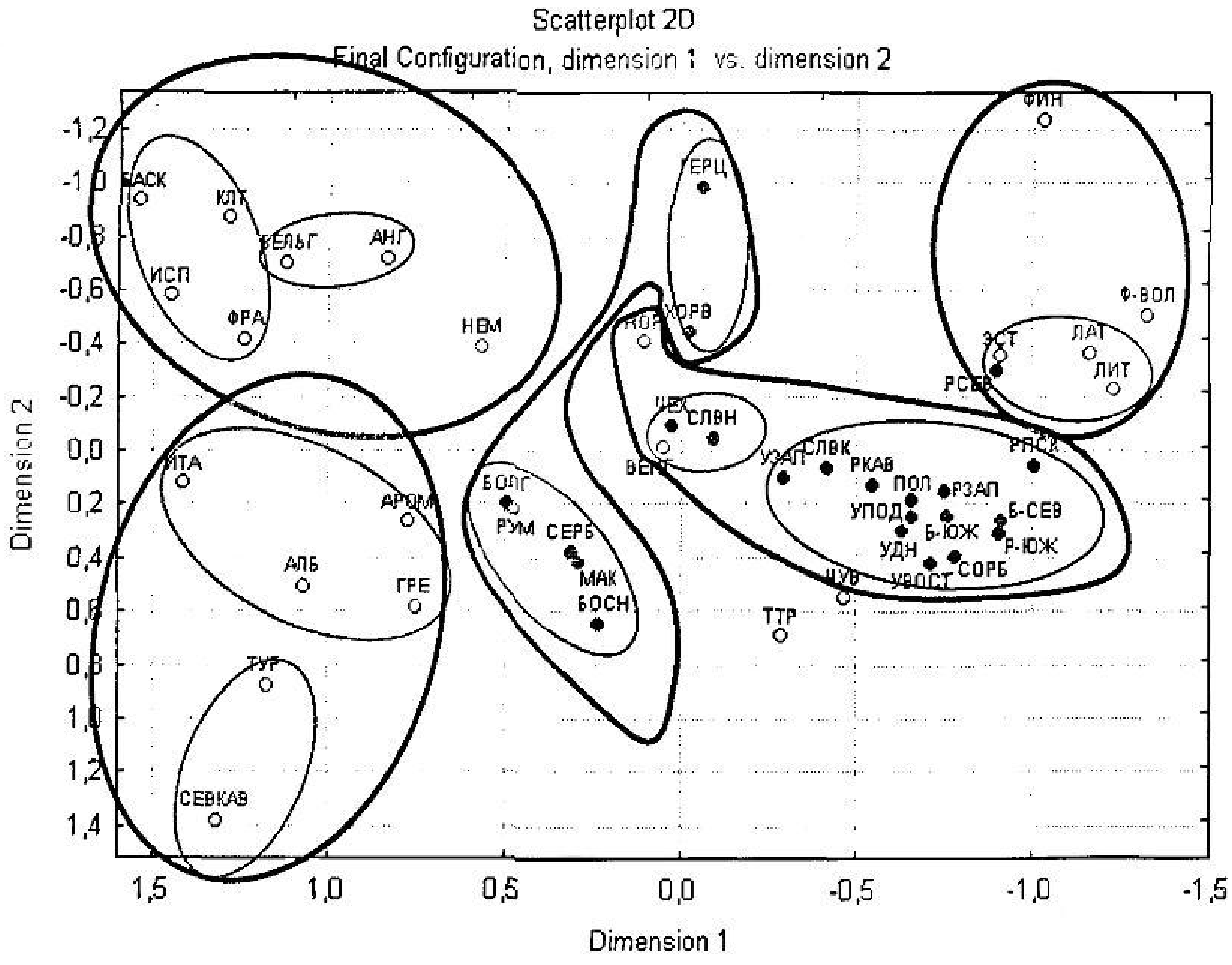

Рисунок 5. Диаграмма многомерного шкалирования генетических расстояний между популяциями западной Евразии по частотам гаплогрупп NRY[2]

Примечания:
Обозначения народов цветными кружками: красные – украинцы, зеленые – русские, сиреневые – белорусы, синие – западные славяне, оранжевые – южные славяне. Буквенные обозначения соответствуют данным в табл. 17 основного текста работы. Зеленые контуры ограничивают суперкластеры, красные – кластеры табл. 18 текста настоящей работы.

Коэффициент стресса данной диаграммы равен 0.141. Диаграмма с таким коэффициентом стресса не достаточно достоверно отражает положение выборок в многомерном пространстве признаков. Поэтому приведенную диаграмму можно

[2] Коэффициент стресса равен 0.141.

считать только иллюстрацией, на которой отражено группирование популяций в соответствии с табл. 18 текста настоящей работы.

ПРИЛОЖЕНИЕ 9

Хотя численности «подвыборок», входящих в состав восточной и западной выборок украинцев, малы, проводимый ниже анализ, в котором они представлены по отдельности, представляет некоторый интерес.

В анализе участвуют три малочисленные выборки (численность которых меньше принятого стандарта в 75 человек, см. главу 2.3 «Материалы, собранные в ходе экспедиционных обследований»): грайворонская (N=37), красногвардейская (N=41) и карпатская (N=35). Для них можно ожидать смещение оценок популяционно-генетических параметров.

В табл. Н приведены генетические расстояния между изученными популяциями по мтДНК. Выборка из 12 человек, происходящих из Сумской и Харьковской области, а также из трех человек, предки которых происходят из области сбора как галицкой, так и карпатской выборок, в анализе не участвуют из-за малой численности.

Таблица Н

Генетические расстояния (D_{NEI}) по частотам гаплогрупп мтДНК между изученными популяциями

		Название выборок						
		восточная		Днепровская	Подольская	западная		**средняя**
		Грайворонская (N=37)	Красногвардейская (N=41)	(N=160)	(N=128)	галицкая (N=95)	Карпатская (N=35)	**(N=511)**
восточная	Грайворонская	-	0.443	0.165	0.134	0.094	0.107	**0.092**
	Красногвардейская	0.443	-	0.235	0.267	0.338	0.404	**0.209**
днепровская		0.165	0.235	-	0.052	0.053	0.144	**0.022**
подол.		0.134	0.267	0.052	-	0.100	0.048	**0.019**
западная	Галицкая	0.094	0.338	0.053	0.100	-	0.135	**0.043**
	Карпатская	0.107	0.404	0.144	0.048	0.135	-	**0.068**
средняя		**0.092**	**0.209**	**0.022**	**0.019**	**0.043**	**0.068**	**-**

Примечание: Выборки, вошедшие в основном анализе в восточную и западную популяциях, представлены по отдельности

Ниже представлены дендрограмма и диаграмма многомерного шкалирования по данным табл. Н.

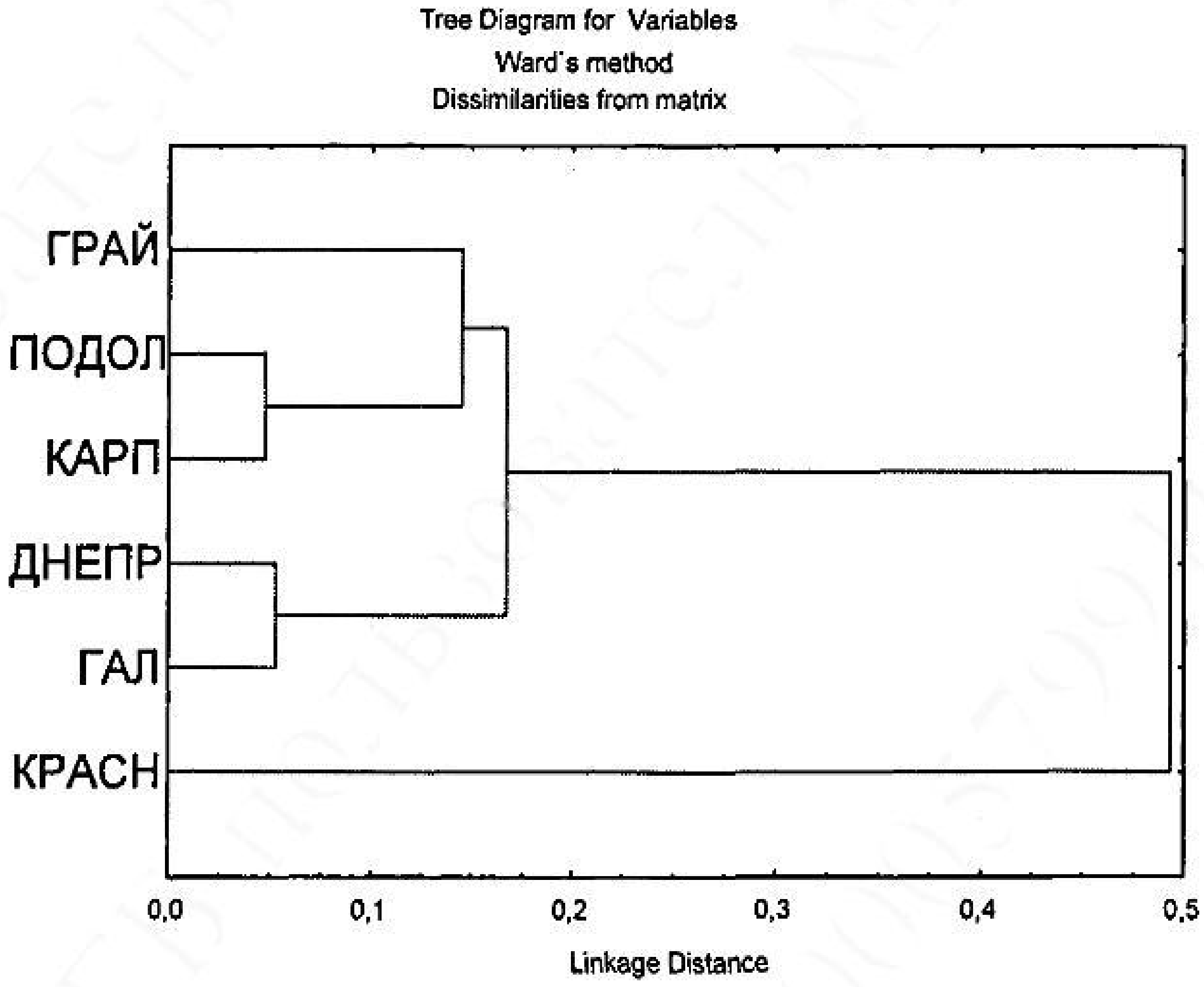

Рисунок 6. Дендрограмма генетических расстояний (D_{Nei}) (по данным табл. Н)

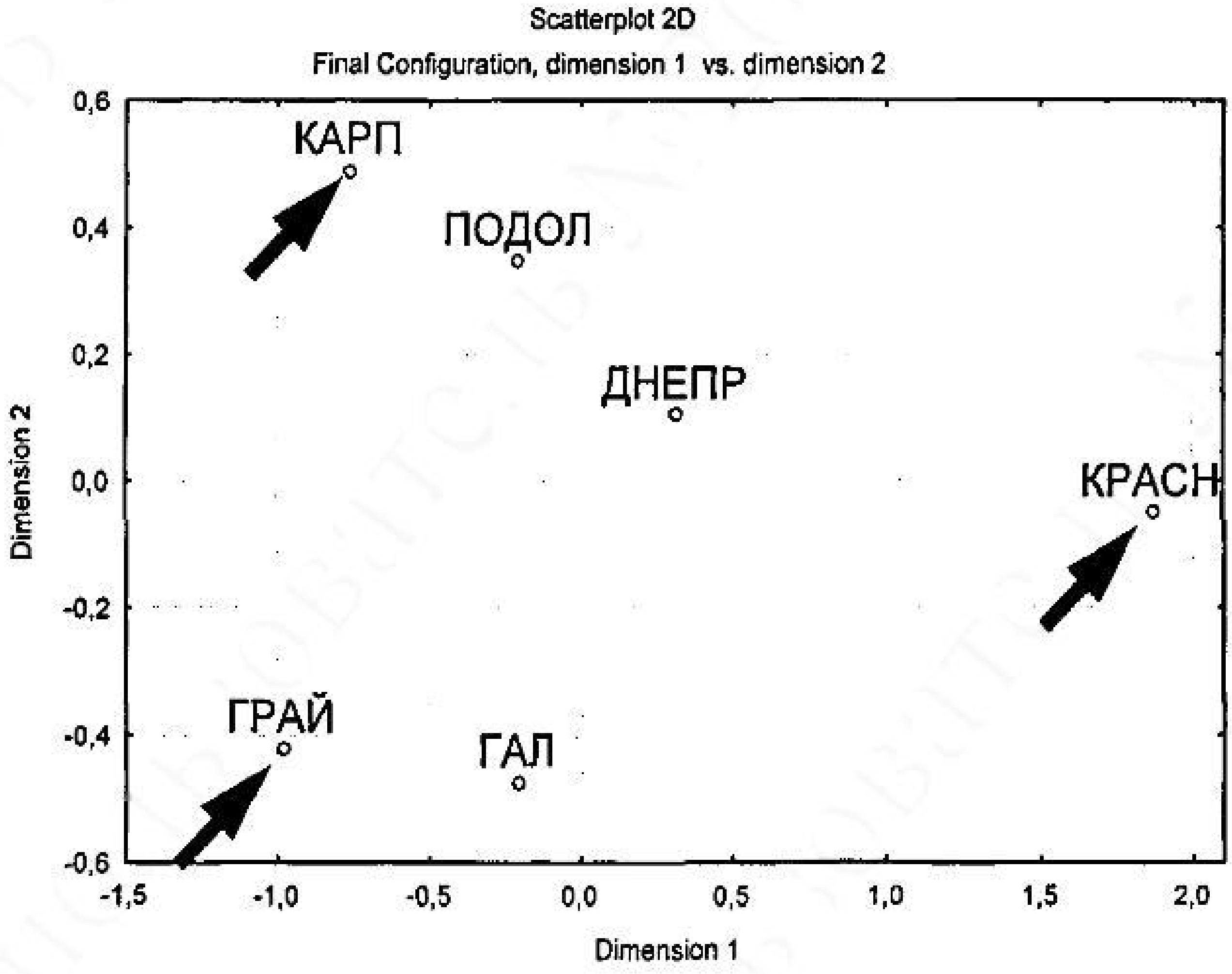

Рисунок 7. Диаграмма многомерного шкалирования по данным табл. Н[3]

Условные обозначения выборок на рис. 6 и рис. 7:
ГРАЙ – грайворонская (входит в восточную);
КРАСН – красногвардейская (входит в восточную);
ГАЛ – галицкая (входит в западную);
КАРП – карпатская (входит в западную);
ДНЕПР – днепровская;
ПОДОЛ – подольская.
Стрелки указывают на малочисленные выборки.

[3] Коэффициент стресса = 0.000

Анализ полученной диаграммы многомерного шкалирования (рис. 7) показывает, что все, без исключения, малочисленные выборки оказываются на периферии области пространства признаков, которую занимают изученные популяции. При этом, две территориально близкие популяции белгородской области в генетическом пространстве (и на диаграмме шкалирования) значительно удалены. Хотя история происхождения популяций, из которых взяты эти две выборки, различается, судить о том, в какой мере полученная матрица расстояний отражает историю популяций, а в какой является результатом смещения оценок генетического расстояния из-за малой выборки, не представляется возможным.

Полученная картина представляет собой методически интересный пример того, как малая численность выборки влияет на надежность результатов исследования. Она также **является дополнительным обоснованием того, что объединение изученных малочисленных выборок, произведенное для основного анализа данных, целесообразно.**

ПРИЛОЖЕНИЕ 10

Таблица I (начало)

Матрица генетических расстояний по мтДНК между популяциями, вовлеченными в сравнительный анализ

DNei	СЕВКАВ	АЛБ	АНГ	АРОМ	БАСК	Б-СЕВ	Б-ЮЖ	БОЛГ	БОСН	ВЕНГ	ГРЕ
СЕВКАВ	-	0.214	0.231	0.174	0.284	0.167	0.192	0.139	0.198	0.174	0.231
АЛБ	0.214	-	0.066	0.043	0.044	0.072	0.038	0.034	0.028	0.072	0.102
АНГ	0.231	0.066	-	0.067	0.067	0.057	0.043	0.040	0.027	0.075	0.026
АРОМ	0.174	0.043	0.067	-	0.061	0.077	0.033	0.020	0.034	0.053	0.097
БАСК	0.284	0.044	0.067	0.061	-	0.125	0.067	0.047	0.037	0.107	0.128
Б-СЕВ	0.167	0.072	0.057	0.077	0.125	-	0.034	0.057	0.055	0.046	0.071
Б-ЮЖ	0.192	0.038	0.043	0.033	0.067	0.034	-	0.026	0.029	0.033	0.064
БОЛГ	0.139	0.034	0.040	0.020	0.047	0.057	0.026	-	0.015	0.048	0.072
БОСН	0.198	0.028	0.027	0.034	0.037	0.055	0.029	0.015	-	0.066	0.059
ВЕНГ	0.174	0.072	0.075	0.053	0.107	0.046	0.033	0.048	0.066	-	0.092
ГРЕ	0.231	0.102	0.026	0.097	0.128	0.071	0.064	0.072	0.059	0.092	-
КЛТ	0.176	0.045	0.020	0.029	0.048	0.059	0.027	0.015	0.018	0.040	0.049
ИСП	0.223	0.036	0.032	0.042	0.020	0.067	0.026	0.024	0.018	0.052	0.070
ИТА	0.152	0.054	0.048	0.020	0.071	0.079	0.034	0.017	0.039	0.043	0.063
Ф-ВОЛ	0.182	0.080	0.080	0.048	0.115	0.064	0.043	0.049	0.051	0.078	0.115
ЛАТ	0.193	0.038	0.051	0.040	0.066	0.040	0.020	0.023	0.020	0.048	0.086
НЕМ	0.171	0.029	0.029	0.020	0.036	0.052	0.021	0.011	0.015	0.036	0.061
НОР	0.185	0.037	0.016	0.021	0.043	0.044	0.019	0.013	0.013	0.042	0.045
ПОЛ	0.192	0.028	0.034	0.016	0.037	0.054	0.019	0.012	0.009	0.047	0.067
РУМ	0.158	0.049	0.034	0.023	0.069	0.053	0.025	0.017	0.027	0.041	0.048
РКАВ	0.147	0.046	0.040	0.019	0.063	0.053	0.023	0.011	0.018	0.041	0.050
Р-ЮЖ	0.162	0.041	0.034	0.020	0.062	0.033	0.007	0.015	0.022	0.034	0.055
РСЕВ	0.176	0.031	0.036	0.031	0.029	0.058	0.030	0.017	0.019	0.042	0.081
РПСК	0.244	0.076	0.082	0.073	0.123	0.027	0.041	0.077	0.068	0.065	0.090
РЗАП	0.182	0.033	0.036	0.025	0.066	0.036	0.013	0.023	0.022	0.045	0.055
СЕРБ	0.230	0.070	0.017	0.085	0.080	0.046	0.047	0.057	0.043	0.072	0.028
СЛВК	0.171	0.051	0.026	0.025	0.083	0.035	0.015	0.024	0.030	0.039	0.042
СЛВН	0.203	0.030	0.029	0.037	0.037	0.038	0.021	0.022	0.008	0.049	0.060
ТТР	0.132	0.067	0.079	0.048	0.128	0.046	0.044	0.040	0.053	0.049	0.105
ТУР	0.100	0.125	0.119	0.076	0.157	0.141	0.090	0.057	0.106	0.102	0.118
УДН	0.176	0.083	0.068	0.046	0.130	0.047	0.030	0.041	0.050	0.041	0.080
УВОСТ	0.150	0.074	0.057	0.054	0.104	0.053	0.035	0.033	0.057	0.038	0.065
УПОД	0.184	0.031	0.048	0.019	0.047	0.057	0.023	0.012	0.020	0.042	0.084
УЗАП	0.196	0.054	0.052	0.033	0.073	0.057	0.018	0.028	0.035	0.033	0.088
ФИН	0.260	0.067	0.070	0.067	0.050	0.070	0.048	0.053	0.041	0.068	0.104
ФРА	0.174	0.049	0.061	0.025	0.049	0.088	0.041	0.018	0.033	0.045	0.103
ХОРВ	0.187	0.026	0.057	0.033	0.037	0.053	0.021	0.021	0.025	0.036	0.091
ЧЕХ	0.192	0.050	0.054	0.010	0.063	0.074	0.031	0.019	0.025	0.058	0.070
ЧУВ	0.189	0.116	0.146	0.136	0.179	0.082	0.121	0.103	0.096	0.108	0.186
ЭСТ	0.233	0.024	0.061	0.024	0.029	0.071	0.029	0.028	0.026	0.056	0.108

Таблица I (продолжение)

DNei	КЛТ	ИСП	ИТА	Ф-ВОЛ	ЛАТ	НЕМ	НОР	ПОЛ	РУМ	РКАВ	Р-ЮЖ
СЕВКАВ	0.176	0.223	0.152	0.182	0.193	0.171	0.185	0.192	0.158	0.147	0.162
АЛБ	0.045	0.036	0.054	0.080	0.038	0.029	0.037	0.028	0.049	0.046	0.041
АНГ	0.020	0.032	0.048	0.080	0.051	0.029	0.016	0.034	0.034	0.040	0.034
АРОМ	0.029	0.042	0.020	0.048	0.040	0.020	0.021	0.016	0.023	0.019	0.020
БАСК	0.048	0.020	0.071	0.115	0.066	0.036	0.043	0.037	0.069	0.063	0.062
Б-СЕВ	0.059	0.067	0.079	0.064	0.040	0.052	0.044	0.054	0.053	0.053	0.033
Б-ЮЖ	0.027	0.026	0.034	0.043	0.020	0.021	0.019	0.019	0.025	0.023	0.007
БОЛГ	0.015	0.024	0.017	0.049	0.023	0.011	0.013	0.012	0.017	0.011	0.015
БОСН	0.018	0.018	0.039	0.051	0.020	0.015	0.013	0.009	0.027	0.018	0.022
ВЕНГ	0.040	0.052	0.043	0.078	0.048	0.036	0.042	0.047	0.041	0.041	0.034
ГРЕ	0.049	0.070	0.063	0.115	0.086	0.061	0.045	0.067	0.048	0.050	0.055
КЛТ	-	0.017	0.016	0.069	0.039	0.004	0.007	0.016	0.015	0.013	0.019
ИСП	0.017	-	0.035	0.075	0.035	0.012	0.015	0.017	0.032	0.028	0.023
ИТА	0.016	0.035	-	0.068	0.051	0.017	0.019	0.024	0.013	0.014	0.022
Ф-ВОЛ	0.069	0.075	0.068	-	0.031	0.063	0.052	0.042	0.059	0.047	0.033
ЛАТ	0.039	0.035	0.051	0.031	-	0.032	0.029	0.018	0.042	0.028	0.020
НЕМ	0.004	0.012	0.017	0.063	0.032	-	0.006	0.011	0.015	0.012	0.014
НОР	0.007	0.015	0.019	0.052	0.029	0.006	-	0.009	0.012	0.013	0.009
ПОЛ	0.016	0.017	0.024	0.042	0.018	0.011	0.009	-	0.015	0.015	0.013
РУМ	0.015	0.032	0.013	0.059	0.042	0.015	0.012	0.015	-	0.015	0.014
РКАВ	0.013	0.028	0.014	0.047	0.028	0.012	0.013	0.015	0.015	-	0.013
Р-ЮЖ	0.019	0.023	0.022	0.033	0.020	0.014	0.009	0.013	0.014	0.013	-
РСЕВ	0.015	0.013	0.030	0.055	0.030	0.009	0.015	0.012	0.026	0.024	0.022
РПСК	0.078	0.077	0.101	0.069	0.054	0.063	0.055	0.068	0.075	0.062	0.040
РЗАП	0.027	0.030	0.034	0.034	0.018	0.021	0.016	0.019	0.031	0.018	0.009
СЕРБ	0.031	0.041	0.065	0.113	0.069	0.034	0.027	0.051	0.042	0.050	0.042
СЛВК	0.018	0.037	0.024	0.044	0.030	0.017	0.010	0.022	0.017	0.017	0.009
СЛВН	0.019	0.015	0.045	0.062	0.021	0.013	0.012	0.010	0.025	0.023	0.018
ТТР	0.054	0.072	0.054	0.029	0.041	0.048	0.047	0.047	0.048	0.039	0.032
ТУР	0.080	0.109	0.039	0.113	0.105	0.082	0.084	0.088	0.061	0.058	0.072
УДН	0.051	0.070	0.045	0.029	0.029	0.052	0.041	0.040	0.038	0.029	0.026
УВОСТ	0.037	0.054	0.033	0.066	0.047	0.037	0.035	0.045	0.031	0.031	0.026
УПОД	0.023	0.026	0.022	0.035	0.016	0.017	0.017	0.012	0.024	0.014	0.015
УЗАП	0.033	0.033	0.030	0.030	0.020	0.031	0.026	0.022	0.031	0.030	0.015
ФИН	0.054	0.037	0.080	0.087	0.052	0.044	0.040	0.043	0.058	0.048	0.049
ФРА	0.014	0.026	0.017	0.072	0.049	0.013	0.025	0.025	0.027	0.020	0.032
ХОРВ	0.024	0.018	0.038	0.062	0.022	0.013	0.024	0.021	0.038	0.023	0.022
ЧЕХ	0.025	0.040	0.022	0.054	0.039	0.021	0.018	0.016	0.019	0.012	0.019
ЧУВ	0.111	0.127	0.144	0.106	0.087	0.104	0.119	0.116	0.136	0.104	0.110
ЭСТ	0.039	0.025	0.047	0.057	0.023	0.024	0.024	0.012	0.039	0.036	0.028

Таблица I (продолжение)

DNei	РСЕВ	РПСК	РЗАП	СЕРБ	СЛВК	СЛВН	ТТР	ТУР	УДН	УВОСТ	УПОД
СЕВКАВ	0.176	0.244	0.182	0.230	0.171	0.203	0.132	0.100	0.176	0.150	0.184
АЛБ	0.031	0.076	0.033	0.070	0.051	0.030	0.067	0.125	0.083	0.074	0.031
АНГ	0.036	0.082	0.036	0.017	0.026	0.029	0.079	0.119	0.068	0.057	0.048
АРОМ	0.031	0.073	0.025	0.085	0.025	0.037	0.048	0.076	0.046	0.054	0.019
БАСК	0.029	0.123	0.066	0.080	0.083	0.037	0.128	0.157	0.130	0.104	0.047
Б-СЕВ	0.058	0.027	0.036	0.046	0.035	0.038	0.046	0.141	0.047	0.053	0.057
Б-ЮЖ	0.030	0.041	0.013	0.047	0.015	0.021	0.044	0.090	0.030	0.035	0.023
БОЛГ	0.017	0.077	0.023	0.057	0.024	0.022	0.040	0.057	0.041	0.033	0.012
БОСН	0.019	0.068	0.022	0.043	0.030	0.008	0.053	0.106	0.050	0.057	0.020
ВЕНГ	0.042	0.065	0.045	0.072	0.039	0.049	0.049	0.102	0.041	0.038	0.042
ГРЕ	0.081	0.090	0.055	0.028	0.042	0.060	0.105	0.118	0.080	0.065	0.084
КЛТ	0.015	0.078	0.027	0.031	0.018	0.019	0.054	0.080	0.051	0.037	0.023
ИСП	0.013	0.077	0.030	0.041	0.037	0.015	0.072	0.109	0.070	0.054	0.026
ИТА	0.030	0.101	0.034	0.065	0.024	0.045	0.054	0.039	0.045	0.033	0.022
Ф-ВОЛ	0.055	0.069	0.034	0.113	0.044	0.062	0.029	0.113	0.029	0.066	0.035
ЛАТ	0.030	0.054	0.018	0.069	0.030	0.021	0.041	0.105	0.029	0.047	0.016
НЕМ	0.009	0.063	0.021	0.034	0.017	0.013	0.048	0.082	0.052	0.037	0.017
НОР	0.015	0.055	0.016	0.027	0.010	0.012	0.047	0.084	0.041	0.035	0.017
ПОЛ	0.012	0.068	0.019	0.051	0.022	0.010	0.047	0.088	0.040	0.045	0.012
РУМ	0.026	0.075	0.031	0.042	0.017	0.025	0.048	0.061	0.038	0.031	0.024
РКАВ	0.024	0.062	0.018	0.050	0.017	0.023	0.039	0.058	0.029	0.031	0.014
Р-ЮЖ	0.022	0.040	0.009	0.042	0.009	0.018	0.032	0.072	0.026	0.026	0.015
РСЕВ	-	0.077	0.029	0.048	0.032	0.017	0.052	0.097	0.063	0.048	0.017
РПСК	0.077	-	0.033	0.062	0.044	0.051	0.067	0.185	0.062	0.066	0.063
РЗАП	0.029	0.033	-	0.049	0.012	0.024	0.037	0.097	0.032	0.039	0.019
СЕРБ	0.048	0.062	0.049	-	0.032	0.030	0.093	0.140	0.091	0.053	0.067
СЛВК	0.032	0.044	0.012	0.032	-	0.027	0.039	0.080	0.031	0.029	0.027
СЛВН	0.017	0.051	0.024	0.030	0.027	-	0.057	0.119	0.052	0.051	0.025
ТТР	0.052	0.067	0.037	0.093	0.039	0.057	-	0.092	0.029	0.053	0.038
ТУР	0.097	0.185	0.097	0.140	0.080	0.119	0.092	-	0.085	0.060	0.079
УДН	0.063	0.062	0.032	0.091	0.031	0.052	0.029	0.085	-	0.043	0.029
УВОСТ	0.048	0.066	0.039	0.053	0.029	0.051	0.053	0.060	0.043	-	0.038
УПОД	0.017	0.063	0.019	0.067	0.027	0.025	0.038	0.079	0.029	0.038	-
УЗАП	0.032	0.075	0.024	0.081	0.028	0.037	0.037	0.081	0.021	0.043	0.018
ФИН	0.042	0.062	0.057	0.066	0.066	0.029	0.089	0.161	0.066	0.082	0.040
ФРА	0.018	0.102	0.044	0.076	0.041	0.040	0.057	0.075	0.059	0.051	0.020
ХОРВ	0.014	0.053	0.024	0.053	0.032	0.019	0.056	0.101	0.059	0.041	0.018
ЧЕХ	0.038	0.067	0.025	0.065	0.023	0.029	0.057	0.075	0.041	0.038	0.022
ЧУВ	0.104	0.110	0.106	0.143	0.121	0.101	0.060	0.205	0.109	0.121	0.104
ЭСТ	0.019	0.071	0.029	0.073	0.039	0.020	0.066	0.122	0.062	0.068	0.018

Таблица I (окончание)

DNei	УЗАП	ФИН	ФРА	ХОРВ	ЧЕХ	ЧУВ	ЭСТ
СЕВКАВ	0.196	0.260	0.174	0.187	0.192	0.189	0.233
АЛБ	0.054	0.067	0.049	0.026	0.050	0.116	0.024
АНГ	0.052	0.070	0.061	0.057	0.054	0.146	0.061
АРОМ	0.033	0.067	0.025	0.033	0.010	0.136	0.024
БАСК	0.073	0.050	0.049	0.037	0.063	0.179	0.029
Б-СЕВ	0.057	0.070	0.088	0.053	0.074	0.082	0.071
Б-ЮЖ	0.018	0.048	0.041	0.021	0.031	0.121	0.029
БОЛГ	0.028	0.053	0.018	0.021	0.019	0.103	0.028
БОСН	0.035	0.041	0.033	0.025	0.025	0.096	0.026
ВЕНГ	0.033	0.068	0.045	0.036	0.058	0.108	0.056
ГРЕ	0.088	0.104	0.103	0.091	0.070	0.186	0.108
КЛТ	0.033	0.054	0.014	0.024	0.025	0.111	0.039
ИСП	0.033	0.037	0.026	0.018	0.040	0.127	0.025
ИТА	0.030	0.080	0.017	0.038	0.022	0.144	0.047
Ф-ВОЛ	0.030	0.087	0.072	0.062	0.054	0.106	0.057
ЛАТ	0.020	0.052	0.049	0.022	0.039	0.087	0.023
НЕМ	0.031	0.044	0.013	0.013	0.021	0.104	0.024
НОР	0.026	0.040	0.025	0.024	0.018	0.119	0.024
ПОЛ	0.022	0.043	0.025	0.021	0.016	0.116	0.012
РУМ	0.031	0.058	0.027	0.038	0.019	0.136	0.039
РКАВ	0.030	0.048	0.020	0.023	0.012	0.104	0.036
Р-ЮЖ	0.015	0.049	0.032	0.022	0.019	0.110	0.028
РСЕВ	0.032	0.042	0.018	0.014	0.038	0.104	0.019
РПСК	0.075	0.062	0.102	0.053	0.067	0.110	0.071
РЗАП	0.024	0.057	0.044	0.024	0.025	0.106	0.029
СЕРБ	0.081	0.066	0.076	0.053	0.065	0.143	0.073
СЛВК	0.028	0.066	0.041	0.032	0.023	0.121	0.039
СЛВН	0.037	0.029	0.040	0.019	0.029	0.101	0.020
ТТР	0.037	0.089	0.057	0.056	0.057	0.060	0.066
ТУР	0.081	0.161	0.075	0.101	0.075	0.205	0.122
УДН	0.021	0.066	0.059	0.059	0.041	0.109	0.062
УВОСТ	0.043	0.082	0.051	0.041	0.038	0.121	0.068
УПОД	0.018	0.040	0.020	0.018	0.022	0.104	0.018
УЗАП	-	0.065	0.037	0.034	0.038	0.119	0.033
ФИН	0.065	-	0.058	0.039	0.059	0.141	0.038
ФРА	0.037	0.058	-	0.025	0.032	0.109	0.039
ХОРВ	0.034	0.039	0.025	-	0.034	0.092	0.018
ЧЕХ	0.038	0.059	0.032	0.034	-	0.140	0.033
ЧУВ	0.119	0.141	0.109	0.092	0.140	-	0.137
ЭСТ	0.033	0.038	0.039	0.018	0.033	0.137	-

Примечание:
Расшифровка условных обозначений дана в Таблица J.

Таблица J

Обозначения выборок в табл. I

НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	ОБОЗНАЧЕНИЕ	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	ОБОЗНАЧЕНИЕ
абхазо-адыгские народы (адыги, кабардинцы)	СЕВКАВ	кубанские казаки	РКАВ
албанцы	АЛБ	юго-западные русские (Белгородская и Орловская обл.)	Р-ЮЖ
англичане	АНГ	северные русские (Костромская, Архангельская обл.)	РСЕВ
аромуны	АРОМ	русские Псковской обл.	РПСК
баски	БАСК	западные русские (Смоленская обл.)	РЗАП
северные белорусы (Витебская обл.)	Б-СЕВ	сербы	СЕРБ
южные белорусы (Гомельская и Брестская обл.)	Б-ЮЖ	словаки	СЛВК
болгары	БОЛГ	словены	СЛВН
боснийцы	БОСН	татары	ТТР
венгры	ВЕНГ	турки	ТУР
греки	ГРЕ	днепровские украинцы	УДН
кельтоязычные народы	КЛТ	восточные украинцы	УВОСТ
испанцы	ИСП	подольские украинцы	УПОД
итальянцы	ИТА	западные украинцы	УЗАП
финноязычные народы Поволжья (коми пермяки, коми зыряне, мари, мордва, удмурты)	Ф-ВОЛ	финны	ФИН
латыши	ЛАТ	французы	ФРА
немцы	НЕМ	хорваты	ХОРВ
норвежцы	НОР	чехи	ЧЕХ
поляки	ПОЛ	чуваши	ЧУВ
румыны	РУМ	эстонцы	ЭСТ

ПРИЛОЖЕНИЕ 11

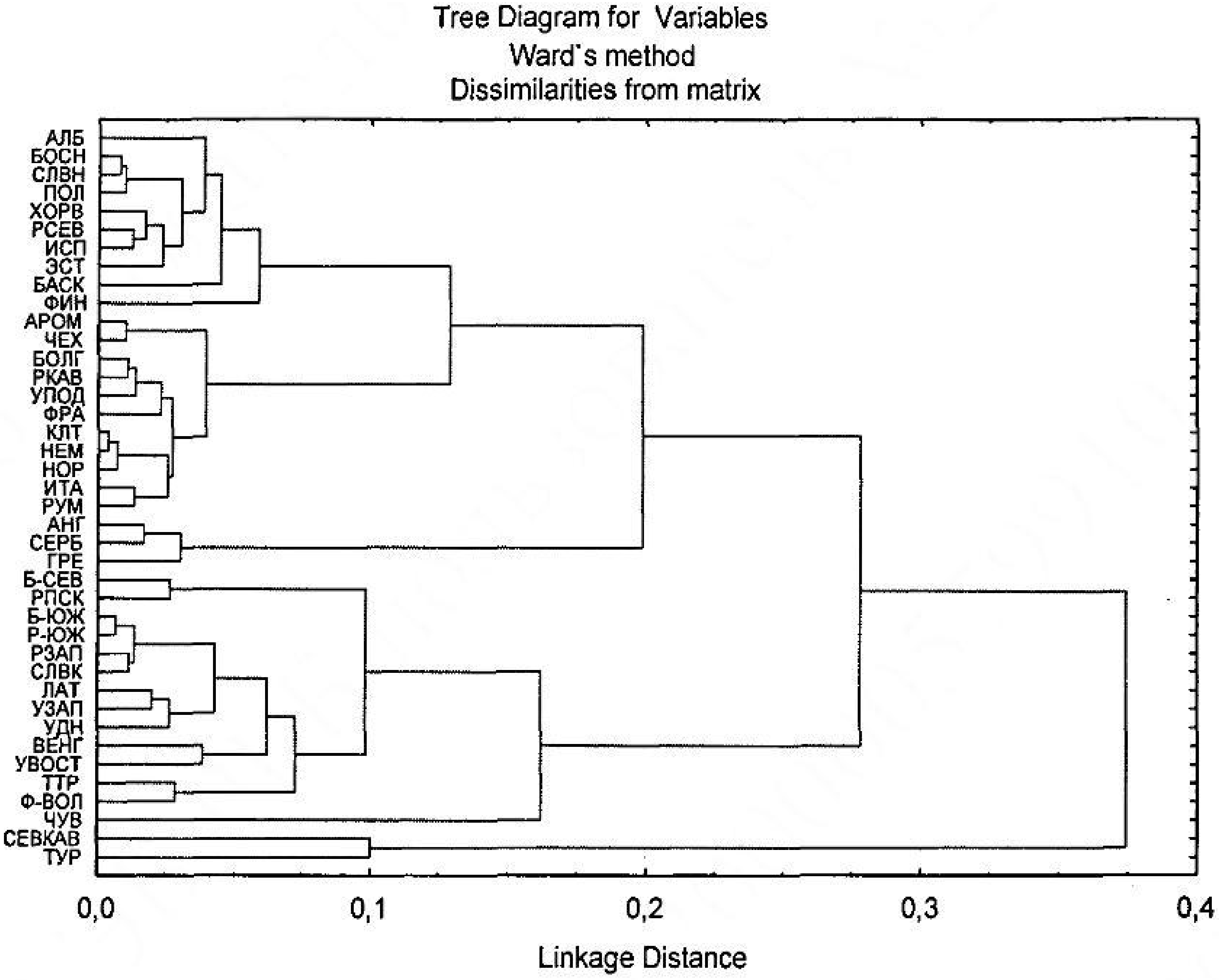

Рисунок 8. Дендрограмма генетических расстояний по мтДНК между популяциями западной Евразии (метод Уорда)

Примечания:
Буквенные обозначения популяций соответствуют представленным в табл. 23 основной части работы.

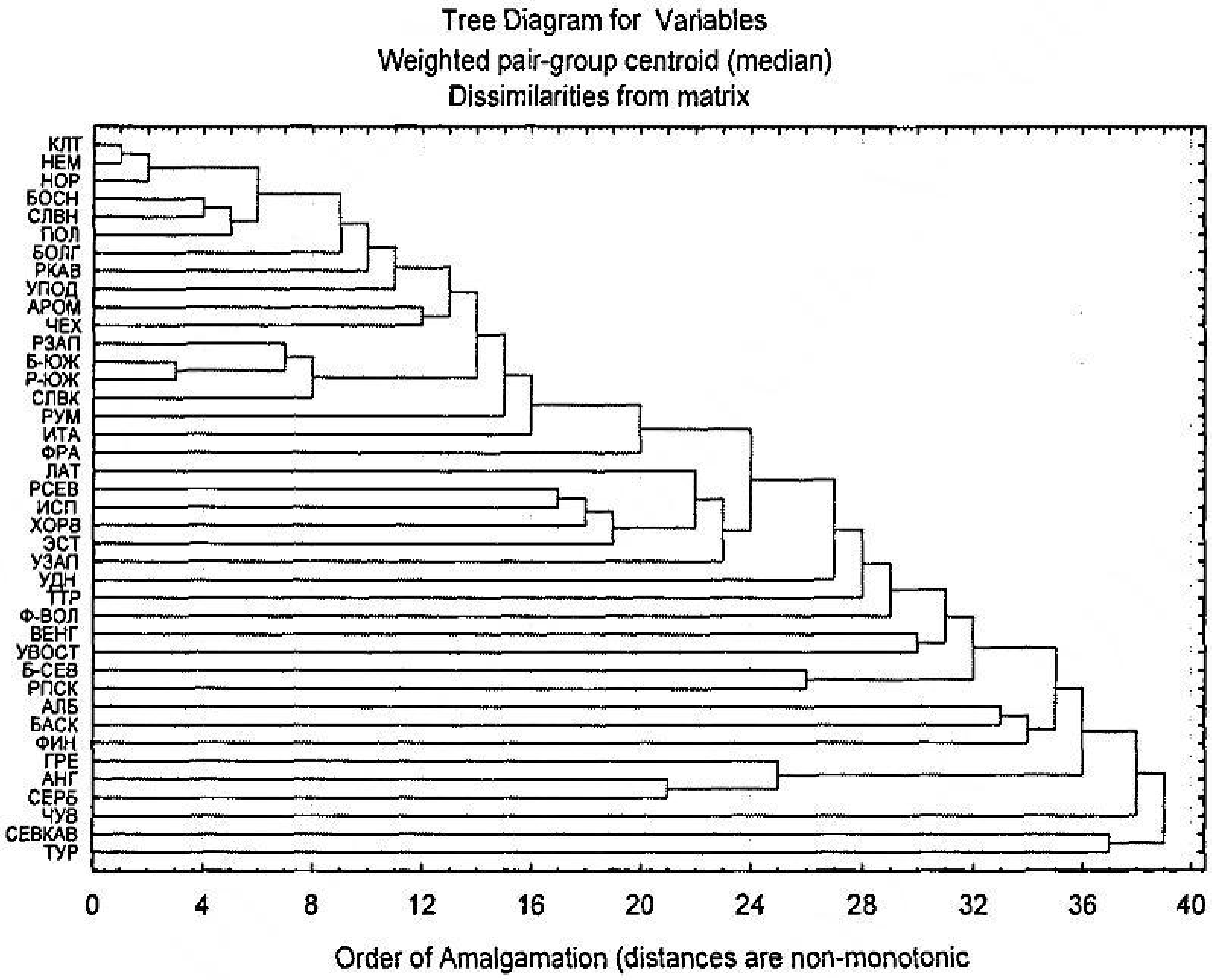

Рисунок 9. Дендрограмма генетических расстояний по мтДНК между популяциями западной Евразии (метод средней связи)

Примечания:
Буквенные обозначения популяций соответствуют представленным в табл. 23 текста основной части работы.

ПРИЛОЖЕНИЕ 12

Таблица К (начало)

Генетические расстояния по пяти локусам (ACE, APOA1, CCR5, TPA25 и PV92) между некоторыми популяциями западной Евразии.

	АЛБ	БАСК	Б-СЕВ	Б-ЮЖ	ГРЕ	ИСП	РКАВ	РПСК	РСЕВ	РЗАП	РУМ
АЛБ	-	0.002	0.007	0.008	0.010	0.003	0.001	0.007	0.004	0.004	0.003
БАСК	0.002	-	0.009	0.005	0.003	0.000	0.005	0.008	0.006	0.006	0.003
Б-СЕВ	0.007	0.009	-	0.007	0.013	0.007	0.007	0.001	0.004	0.004	0.009
Б-ЮЖ	0.008	0.005	0.007	-	0.007	0.002	0.008	0.005	0.006	0.004	0.008
ГРЕ	0.010	0.003	0.013	0.007	-	0.003	0.014	0.011	0.014	0.013	0.009
ИСП	0.003	0.000	0.007	0.002	0.003	-	0.005	0.005	0.005	0.004	0.004
РКАВ	0.001	0.005	0.007	0.008	0.014	0.005	-	0.007	0.001	0.002	0.002
РПСК	0.007	0.008	0.001	0.005	0.011	0.005	0.007	-	0.004	0.002	0.006
РСЕВ	0.004	0.006	0.004	0.006	0.014	0.005	0.001	0.004	-	0.000	0.004
РЗАП	0.004	0.006	0.004	0.004	0.013	0.004	0.002	0.002	0.000	-	0.004
РУМ	0.003	0.003	0.009	0.008	0.009	0.004	0.002	0.006	0.004	0.004	-
СЕВКАВ	0.003	0.003	0.012	0.004	0.010	0.002	0.004	0.009	0.005	0.004	0.004
ТАТ	0.002	0.004	0.005	0.009	0.011	0.005	0.001	0.006	0.002	0.003	0.002
ТУР	0.006	0.006	0.015	0.005	0.014	0.005	0.007	0.011	0.007	0.006	0.008
УВОСТ	0.008	0.007	0.011	0.002	0.013	0.005	0.006	0.008	0.004	0.003	0.008
УЦЕНТР	0.003	0.004	0.003	0.002	0.009	0.002	0.003	0.002	0.002	0.001	0.005
УЗАП	0.003	0.005	0.006	0.005	0.013	0.004	0.001	0.004	0.001	0.001	0.003
Ф-ВОЛ	0.018	0.019	0.018	0.009	0.029	0.015	0.013	0.013	0.009	0.007	0.017
ФРА	0.002	0.002	0.010	0.010	0.007	0.003	0.003	0.010	0.006	0.007	0.002
ЮЖ-СЛ	0.001	0.005	0.006	0.007	0.014	0.004	0.000	0.005	0.001	0.001	0.003

Таблица К (окончание)

DNei	СЕВКАВ	ТАТ	ТУР	УВОСТ	УЦЕНТР	УЗАП	Ф-ВОЛ	ФРА	ЮЖ-СЛ
АЛБ	0.003	0.002	0.006	0.008	0.003	0.003	0.018	0.002	0.001
БАСК	0.003	0.004	0.006	0.007	0.004	0.005	0.019	0.002	0.005
Б-СЕВ	0.012	0.005	0.015	0.011	0.003	0.006	0.018	0.010	0.006
Б-ЮЖ	0.004	0.009	0.005	0.002	0.002	0.005	0.009	0.010	0.007
ГРЕ	0.010	0.011	0.014	0.013	0.009	0.013	0.029	0.007	0.014
ИСП	0.002	0.005	0.005	0.005	0.002	0.004	0.015	0.003	0.004
РКАВ	0.004	0.001	0.007	0.006	0.003	0.001	0.013	0.003	0.000
РПСК	0.009	0.006	0.011	0.008	0.002	0.004	0.013	0.010	0.005
РСЕВ	0.005	0.002	0.007	0.004	0.002	0.001	0.009	0.006	0.001
РЗАП	0.004	0.003	0.006	0.003	0.001	0.001	0.007	0.007	0.001
РУМ	0.004	0.002	0.008	0.008	0.005	0.003	0.017	0.002	0.003
СЕВКАВ	-	0.007	0.001	0.003	0.004	0.002	0.010	0.006	0.003
ТАТ	0.007	-	0.011	0.009	0.004	0.003	0.018	0.002	0.002
ТУР	0.001	0.011	-	0.002	0.005	0.004	0.007	0.011	0.005
УВОСТ	0.003	0.009	0.002	-	0.003	0.003	0.004	0.011	0.005
УЦЕНТР	0.004	0.004	0.005	0.003	-	0.002	0.009	0.006	0.002
УЗАП	0.002	0.003	0.004	0.003	0.002	-	0.007	0.006	0.000
Ф-ВОЛ	0.010	0.018	0.007	0.004	0.009	0.007	-	0.025	0.010
ФРА	0.006	0.002	0.011	0.011	0.006	0.006	0.025	-	0.005
ЮЖ-СЛ	0.003	0.002	0.005	0.005	0.002	0.000	0.010	0.005	-

Таблица L

Буквенные обозначения популяций в табл. К

НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	БУКВЕННОЕ ОБОЗНАЧЕНИЕ	НАЗВАНИЕ ПОПУЛЯЦИИ	БУКВЕННОЕ ОБОЗНАЧЕНИЕ
абхазо-адыгские народы	СЕВКАВ	Северные русские (Архангельская, Вологодская, Костромская обл.)	РСЕВ
Финны Волги	Ф-ВОЛ	Русские Псковской области	РПСК
Албанцы	АЛБ	Западные русские (Тверская, Смоленская обл.)	РЗАП
Баски	БАСК	Татары	ТАТ
Южные белорусы	Б-ЮЖ	Турки	ТУР
Северные белорусы	Б-СЕВ	Восточные украинцы	УВОСТ
Греки	ГРЕ	Западные украинцы	УЗАП
Испанцы сред	ИСП	Центральные украинцы	УЦЕНТР
Румыны	РУМ	Французы	ФРА
Кубанские казаки	РКАВ	Южные Славяне	ЮЖ-СЛ

ПРИЛОЖЕНИЕ 13

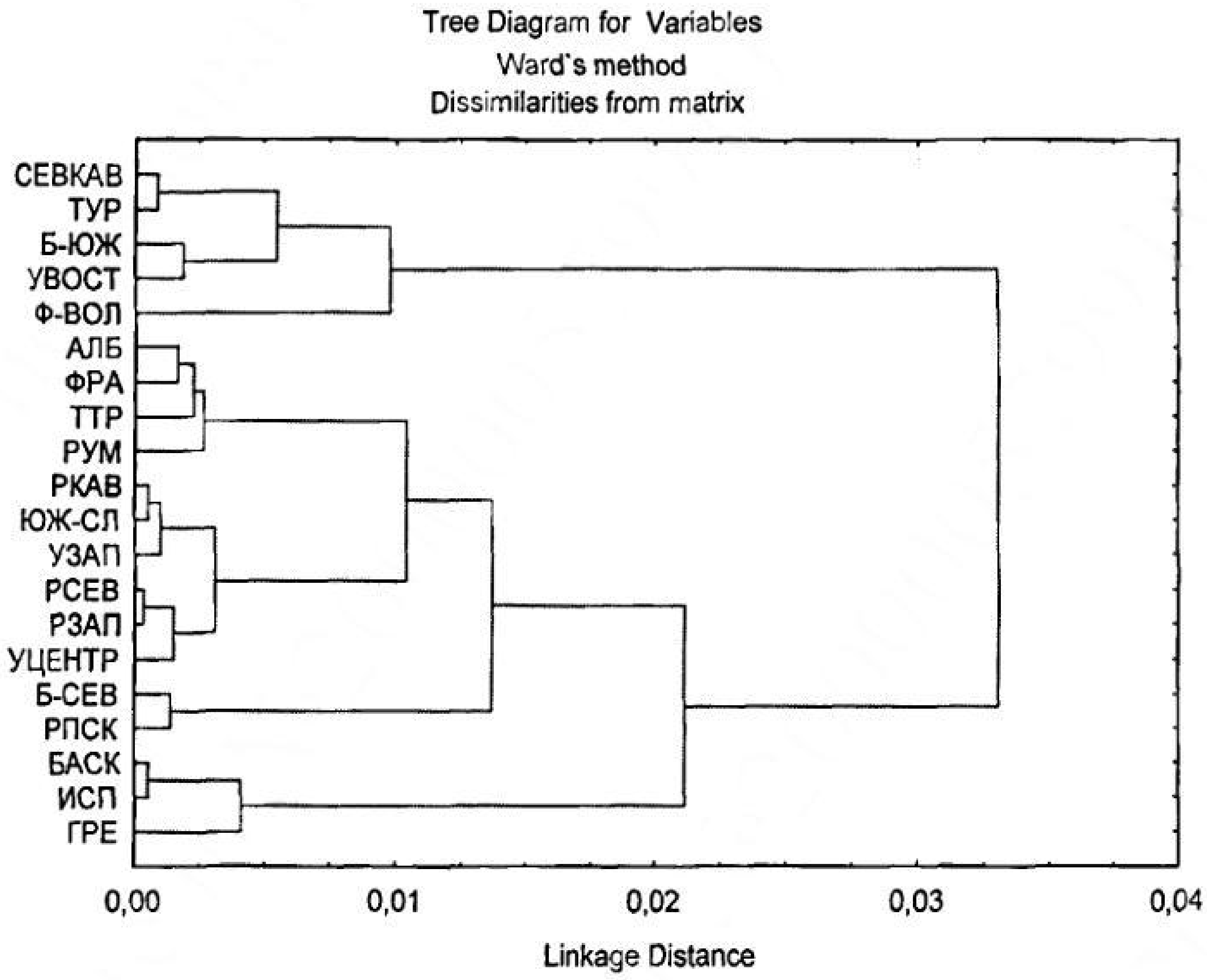

Рисунок 10. Дендрограмма генетических расстояний по частотам аллелей пяти аутосомных локусов между популяциями западной Евразии (метод Уорда)

Примечание: Обозначения соответствуют указанным в табл. 29 основной части работы.

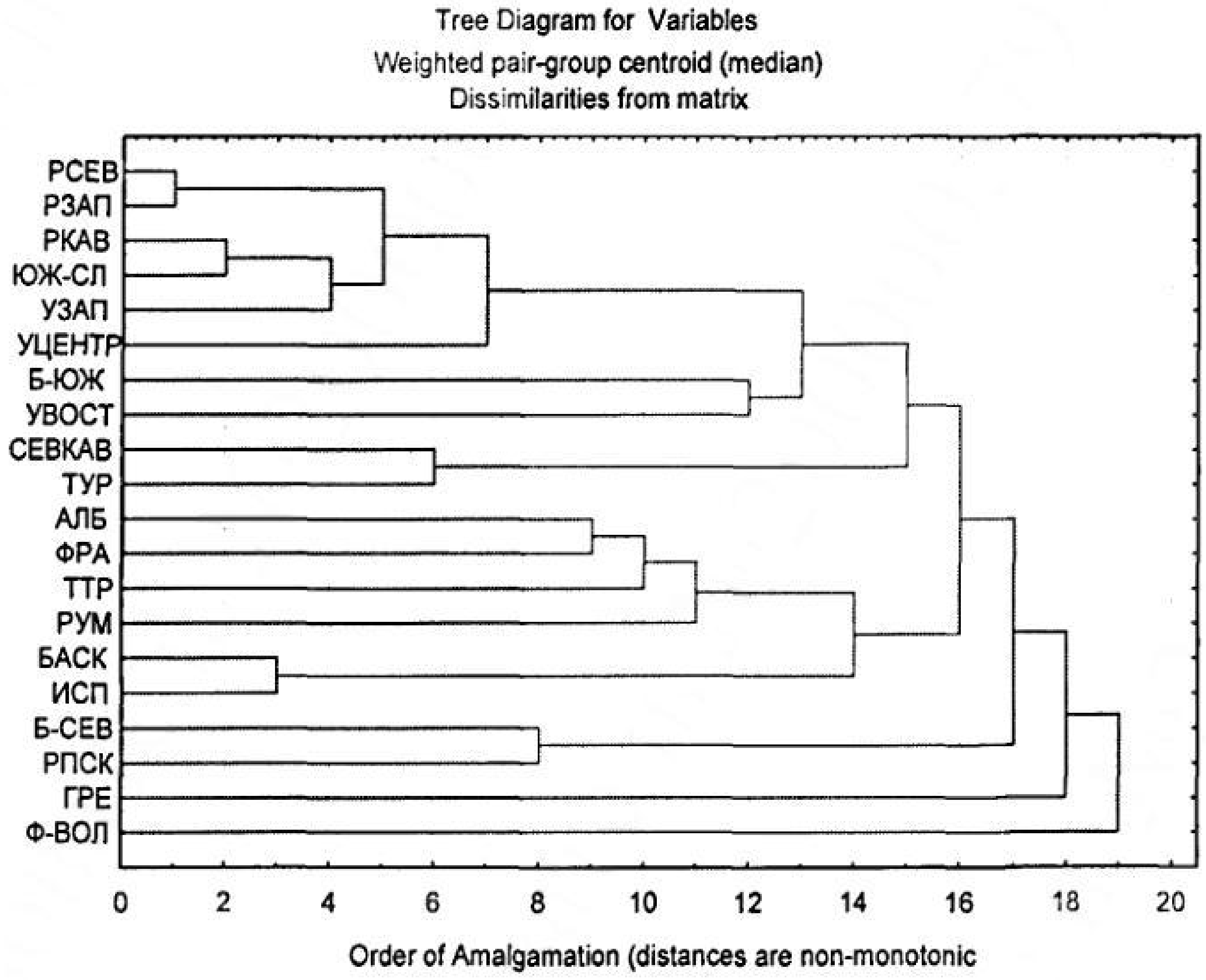

Рисунок 11. Дендрограмма генетических расстояний по частотам аллелей пяти аутосомных локусов между популяциями западной Евразии (медианный метод).

Примечание: Обозначения соответствуют указанным в табл. 29 основной части работы.

ПРИЛОЖЕНИЕ 14

<u>Обоснование преимущества использования G_{ST}, а не генетических расстояний, для оценки уровня изменчивости</u>

Может возникнуть вопрос, почему нами сравниваются G_{ST} по разным маркерам, а не сами генетические расстояния между популяциями. Для 20 популяций («малый» набор популяций для Европы в табл. 10 основного текста) имеются данные об изменчивости всех трех систем генетических маркеров, и можно было бы сравнить порядок величин расстояний по разным генетическим маркерам.

Если усреднить генетические расстояния от этих 20 популяций до украинцев, то среднее расстояние по маркерам NRY составит D=0.5559, по мтДНК – D=0.0498, а по аутосомным ДНК маркерам – D=0.0044. Таким образом, среднее расстояние по маркерам NRY в 10 раз превосходит таковое по мтДНК и в 100 раз – по аутосомным локусам.

Таблица М

Изменение G_{ST} украинцев и среднего расстояния между украинскими популяциями при уменьшении числа анализируемых гаплогрупп NRY

Число гаплогрупп	19	8	Изменение D и G_{ST} при уменьшении числа гаплогрупп (разы)
Среднее расстояние между украинскими популяциями (D)	0.025	0.023	1.07
$G_{ST}(x10^2)$	**0.993**	**0.977**	**1.02**

Но можно обнаружить, что величина генетического расстояния D_{Nei} зависит от того, по какому числу гаплогрупп исследуются популяции, в то время как G_{ST} от числа гаплогрупп почти не меняется. Если сравнить среднее генетическое расстояние между четырьмя обследованными нами украинскими популяциями, вычисленное по набору из 19 выявленных нами у украинцев гаплогрупп, со средним расстоянием, вычисленным по частотам 8 гаплогрупп NRY (объединяющих некоторые из 19 гаплогрупп «полного» украинского набора, см. главу 2.5 «Составление баз данных по полиморфизму Y хромосомы мтДНК и

аутосомных ДНК маркеров»), а также (аналогично) среднее генетическое расстояние по 34 и 25 гаплогруппам мтДНК, то можно обнаружить, что, по крайней мере, для мтДНК среднее расстояние меняется более чем в 2 раза от уменьшения числа гаплогрупп на 9 (Таблица N). Показатель G_{ST} при этом почти не изменяется. Хотя средние расстояния по маркерам NRY гораздо устойчивее к изменению числа гаплогрупп (Таблица M), G_{ST} в этом случае ведет себя еще более устойчиво.

Таблица N

Изменение G_{ST} украинцев и среднего расстояния между украинскими популяциями при уменьшении числа анализируемых гаплогрупп мтДНК

Число гаплогрупп	34	25	Изменение D и G_{ST} при уменьшении числа гаплогрупп (разы)
Среднее расстояние между украинскими популяциями (D)	0.066	0.032	2.08
$G_{ST}(x10^2)$	**0.658**	**0.679**	**0.97**

Таким образом, для сравнения характера изменчивости по разным системам генетических маркеров следует использовать именно G_{ST}, а не средние расстояния, поскольку он значительно более устойчив к объединению гаплогрупп однородительских маркеров.

ПРИЛОЖЕНИЕ 15

Таблица О

Попарные корреляции Пирсона (r_S) генетического разнообразия по трем типам ДНК маркеров: аутосомным, NRY, мтДНК

Наборы популяций	число пар популяций	Коэффициент корреляции (r_P) и его достоверность (p)	ПАРЫ СРАВНИВАЕМЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ		
			NRY - мтДНК	**NRY - аутосомные**	**мтДНК - аутосомные**
УКРАИНЦЫ (ОДИН ЭТНОС)					
«МАЛЫЙ» (3 популяции)	**3**	r_P	0.43	0.38	**0.999***
		p	>0.05	>0.05	p<0.05
«ОСНОВНОЙ» (4 популяции)	**6**	r_P	0.07	-	-
		p	>0.05	-	-
ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ (ОДНА ЯЗЫКОВАЯ ПОДГРУППА)					
«МАЛЫЙ» (9 популяций)	**36**	r_P	0.25	-0.17	**0.41***
		p	>0.05	p>0.05	p<0.05
«ОСНОВНОЙ» (11 популяций)	**55**	r_P	0.26	-	-
		p	>0.05	-	-
ВСЯ ЕВРОПА					
«МАЛЫЙ» (20 популяций)	**190**	r_P	**0.46*****	**0.24*****	**0.22****
		p	p<0.001	p<0.001	p<0.01
«ОСНОВНОЙ» (39 популяций)	**741**	r_P	**0.41*****	-	-
		p	p<0.001	-	-

Примечания:

r_P – коэффициент ранговой корреляции Пирсона, p – вероятность случайного отличия r от нуля.

Достоверные корреляции ($p<0.05$, 0.01 и 0.001) отмечены значками *, ** и ***.

ПРИЛОЖЕНИЕ 16

Таблица Р

Корреляция Пирсона (r_S) между географическими и генетическими расстояниями по трем типам ДНК маркеров: аутосомным, NRY, мтДНК

НАБОРЫ ПОПУЛЯЦИЙ на каждом уровне иерархии	Число пар популяций	Коэффициент корреляции (r_p) и его достоверность (p)	**ТИП ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ**		
			NRY	**мтДНК**	**Аутосомные маркеры**
УКРАИНЦЫ (ОДИН ЭТНОС)					
«МАЛЫЙ» (3 популяции)	3	r_P	0.85	0.84	0.82
		p	>0.05	>0.05	>0.05
«ОСНОВНОЙ» (4 популяции)	6	r_P	0.62	0.48	-
		p	>0.05	>0.05	-
ВОСТОЧНЫЕ СЛАВЯНЕ (ОДНА ЯЗЫКОВАЯ ПОДГРУППА)					
«МАЛЫЙ» (9 популяций)	36	r_P	**0.56*** **	0.20	0.06
		p	<0.001	>0.05	>0.05
«ОСНОВНОЙ» (11 популяций)	55	r_P	**0.60*** **	0.21	-
		p	<0.001	>0.05	-
ВСЯ ЕВРОПА					
«МАЛЫЙ» (20 популяций)	190	r_P	**0.66*** **	**0.26*** **	**0.20** **
		p	<0.001	<0.001	<0.01
«ОСНОВНОЙ» (39 популяций)	741	r_P	**0.64*** **	**0.28*** **	-
		p	<0.001	<0.001	-

Примечания:
r_p – коэффициент корреляции Пирсона, p – вероятность случайного отличия r_p от нуля. Коэффициенты корреляции с уровнем достоверности p<0.01 и p<0.001 отмечены знаками «**» и «***», соответственно.

ПРИЛОЖЕНИЕ 17

Таблица Q

Корреляции r_p (Пирсона) лингвистических и генетических расстояний между индоевропейскими популяциями Европы по трем типам ДНК маркеров: NRY, мтДНК, аутосомным маркерам

НАБОР ПОПУЛЯЦИЙ	число пар популяций	Коэффициент корреляции (r_p) и его достоверность (p)	ТИП ГЕНЕТИЧЕСКИХ МАРКЕРОВ		
			NRY	мтДНК	Аутосомные маркеры
«МАЛЫЙ» (15 индоевропейских популяций)	**105**	r_P	**0.63*** **	**0.37*** **	**0.49*** **
		p	<0.001	<0.001	<0.001
«ОСНОВНОЙ» (29 индоевропейских популяций)	**406**	r_P	**0.59*** **	**0.16** **	-
		p	<0.001	<0.01	-

Примечания: r_P – коэффициент корреляции Пирсона, p – вероятность случайного отличия корреляции от нуля. Достоверные значения корреляций ($p< 0.01$ и $p<0.001$) отмечены значками ** и ***.